

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Sanja Sviben

# **Utjecaj osedravanja na makroalge i epifitsku faunu u Prošćanskom jezeru**

Diplomski rad

Zagreb, 2012. godina

Ovaj rad, izrađen u laboratoriju Zoologijskog zavoda Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta, pod vodstvom doc. dr. sc. Renate Matoničkin Kepčija, predan je na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra molekularne biologije.

Zahvaljujem se svojoj mentorici Renati na strpljenju i opsežnim (i ugodnim) razgovorima i raspravama koji su mi pomogli uobličiti znanstvenu misao i zahvaljujući kojima je nastao ovaj diplomski rad.

Veliko hvala Peri i Sašku koji su bili glavni ronioci. Bez njih terenski dio istraživanja ne bi bio izvediv. Također, hvala Marku i Vesni koji su mi pomogli konzervirati uzorke.

Zahvaljujem se dr. Željki Vidaković-Cifrek na pomoći oko izolacije fotosintetskih pigmenata, a hvala i Igoru Stankoviću te kolegicama sa Sveučilišta u Beogradu, Aleksandri Vesić i Jeleni Blaženčić, na pomoći oko determinacije algi.

Zahvaljujem se Hrvoju Posiloviću i neznanom tehničaru u Barceloni koji su mi pomogli oko analize izotopa taloga sedre na algama. Također, veliko hvala Hrvoju na inspirativnim razgovorima koji su mi približili svijet biomineralizacije.

Dr. Damiru Kralju hvala na vrijednim komentarima i sugestijama glede pisanja diplomskog rada kao i na riječima podrške i ohrabrenja u daljnjem radu.

Mojoj dragoj Ivančici, Vlatki i tehničarkama Biološkog odsjeka neizmjereno hvala na brizi, moralnoj potpori i pomoći u svim životnim trenucima. Bez njih bi mi dani provedeni na faksu bili kudikamo neveseliji.

Svim profesorima i asistentima veliko hvala što su me naučili da je neuspjeh samo rezultat nedovoljnog broja pokušaja.

Mojim roditeljima i sekama beskonačno hvala što su vjerovali u mene tijekom cijelog studija. Hvala im na potpori, razumijevanju i beskompromisnoj ljubavi.

Na kraju, hvala svim prijateljima, znancima i kolegama koji su mi na bilo koji način olakšali i uljepšali studentski život. Hvala vam na pozitivnim vibracijama!

## TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Biološki odsjek

Diplomski rad

### Utjecaj osedranja na makroalge i epifitsku faunu u Prošćanskom jezeru

Sanja Sviben  
Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb

Biomineralizacija je proces kojim organizmi stvaraju ili sudjeluju u stvaranju minerala. Prisutna je među različitim skupinama organizama, no, eventualne posljedice njenog postojanja u ekološkom kontekstu još uvijek nisu najjasnije. U ovom istraživanju je kao model za proučavanje utjecaja biomineralizacije na epifitsku faunu uzeta alga roda *Chara* čiji su primjerci skupljeni s dubina od 1, 5 i 10 metara u Prošćanskom jezeru koje se nalazi u sklopu sedrotvornog sustava NP Plitvička jezera. Analiza epifitske faune je pokazala visoku raznolikost, a njena brojnost je negativno korelirana s količinom taloga sedre na površini talusa. Analiza izotopa  $^{13}\text{C}$  i  $^{18}\text{O}$  taloga sedre je dala naslutiti da je sedra istaložena na površini talusa alge rezultat biološke aktivnosti, odnosno, fotosinteze, što podupire činjenicu da se na površini alge roda *Chara* događa proces biomineralizacije. Spektrofotometrijskim određivanjem količine fotosintetskih pigmenata u tkivu alge je uočeno smanjenje omjera klorofil *a* : klorofil *b* i povećanje omjera klorofil *a* : karotenoidi sa smanjenjem dubine jezera. To je najvjerojatnije rezultat aktivacije mehanizama za efikasnije iskorištavanje svjetlosti i zaštitu od potencijalno štetnog zračenja. Također, uočena je statistički značajna korelacija između količine fotosintetskih pigmenata i udjela sedre na površini talusa.

(61 stranica, 16 slika, 11 tablica, 181 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici.

Ključne riječi: *Chara*, biomineralizacija, Plitvička jezera, epifitska fauna, fotosintetski pigmenti

Voditeljica: Dr. sc. Renata Matonićkin Kepčija, doc.

Ocjenitelji: Dr. sc. Renata Matonićkin Kepčija, doc.

Dr. sc. Jasenka Sremac, red. prof.

Dr. sc. Antun Alegro, doc.

Rad prihvaćen: 24. siječnja, 2012.

## BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb  
Faculty of Science  
Department of Biology

Graduation Thesis

### **The influence of tufa deposition on macroalgae and epiphytic fauna in Lake Prošće**

Sanja Sviben  
Rooseveltova trg 6, Zagreb, Croatia

Biom mineralization is the process by which organisms create or participate in creating a mineral. It is widespread among different groups of organisms. However, consequences that this process has in ecological context are still not clear. Alga of genus *Chara* was the model organism in this research where effect of biom mineralization on epiphytic fauna was studied. Alga was collected in Lake Prošće which is a part of tufa depositing system Plitvice lakes at depths of 1, 5 and 10 meters. Analysis of epiphytic fauna showed high diversity, and its abundance was negatively correlated with tufa deposits on the surface of the talus. Analysis of the isotopes  $^{13}\text{C}$  and  $^{18}\text{O}$  of tufa deposits indicates that tufa deposits on the surface of the talus are a result of biological activity. Spectrophotometric measurements of the amount of photosynthetic pigments in algal talus showed decrease in the ratio chlorophyll *a* : chlorophyll *b* and increase in the ratio chlorophyll *a* : carotenoids with decreasing depth of the lake. This is most likely a result of the mechanisms which tend to increase efficiency of light utilization and protect alga from potentially harmful radiation. Also, amount of photosynthetic pigments and amount of tufa deposited on algal surface showed statistically significant correlation.

(61 pages, 16 figures, 11 tables, 181 references, original in: Croatian language)

Thesis deposited in Central Biological Library.

Key words: *Chara*, biom mineralization, Plitvice lakes, epiphytic fauna, photosynthetic pigments

Supervisor: Dr. Renata Matonićkin Kepčija, Asst. Prof.

Reviewers: Dr. Renata Matonićkin Kepčija, Asst. Prof.

Dr. Jasenka Sremac, Full Prof.

Dr. Antun Alegro, Asst. Prof.

Thesis accepted: January 24, 2012.

## SADRŽAJ

<b>1. UVOD .....</b>	<b>1</b>
1.1. EKOLOGIJA CHAROPHYTA.....	1
1.1.1. UTJECAJ CHAROPHYTA NA EKOSUSTAV .....	3
1.1.1.1. UTJECAJ CHAROPHYTA NA KRUŽENJE NUTRIJENATA I HRANIDBENU MREŽU .....	3
1.1.1.2. ODNOS CHAROPHYTA I DRUGIH ORGANIZAMA U EKOSUSTAVU.....	4
1.1.1.3. ALELOPATIJA CHAROPHYTA .....	5
1.1.1.4. BIOMINERALIZACIJA I FOTOSINTEZA.....	6
1.1.1.4.1. MODEL KALCIFIKACIJE CHAROPHYTA – ROD <i>CHARA</i> .....	8
1.1.1.4.2. ULOGA KALCIFIKACIJE.....	10
1.2. CHAROPHYTA U HRVATSKOJ .....	11
1.2.1. SEDROTVORNI SUSTAV PLITVIČKIH JEZERA .....	11
1.2.1.1. ABIOTIČKA KOMPONENTA OSEDRAVANJA .....	12
1.2.1.2. BIOTIČKA KOMPONENTA OSEDRAVANJA .....	12
1.2.2. PLITVIČKA JEZERA I CHAROPHYTA .....	13
1.3. CILJEVI ISTRAŽIVANJA I RADNA HIPOTEZA.....	14
1.3.1. CILJEVI ISTRAŽIVANJA.....	14
1.3.2. RADNA HIPOTEZA .....	14
<b>2. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA.....</b>	<b>16</b>
2.1. BARAŽNI SUSTAV PLITVIČKIH JEZERA .....	16
2.2. POSTAJA ISTRAŽIVANJA.....	17
<b>3. MATERIJALI I METODE .....</b>	<b>18</b>
3.1. EPIFITSKA FAUNA .....	18
3.2. FOTOSINTETSKI PIGMENTI .....	18
3.3. ODREĐIVANJE FIZIKALNO-KEMIJSKIH PARAMETARA VODE I MJERENJE OSVJETLJENJA .....	20
3.4. IZOTOPSKA ANALIZA KARBONATNOG TALOGA .....	21
3.5. UTVRĐIVANJE KOLIČINE SEDRE .....	23
3.6. OBRADA PODATAKA .....	23
3.6.1. STATISTIČKA ANALIZA PODATAKA .....	23
<b>4. REZULTATI .....</b>	<b>25</b>
4.1. FIZIKALNO-KEMIJSKI PARAMETRI I OSVJETLJENJE .....	25
4.2. ORGANSKA TVAR I KARBONATNE NASLAGE NA POVRŠINI ALGE RODA <i>CHARA</i> .....	26
4.3. IZOTOPSKA ANALIZA KARBONATNIH NASLAGA NA ALGI <i>CHARA</i> SPP.....	28
4.4. FOTOSINTETSKI PIGMENTI .....	29
4.5. SASTAV FAUNE NA ALGAMA <i>CHARA RUDIS</i> I <i>CHARA GLOBULARIS</i> .....	32
4.5.1. KOMPONENTA MAKROZOOBENTOSA.....	32
4.5.2. KOMPONENTA MIKROZOOBENTOSA.....	36
4.5.3. UTJECAJ ABIOTIČKIH ČIMBENIKA NA FAUNU MAKRO- I MIKROZOOBENTOSA.....	41
<b>5. RASPRAVA .....</b>	<b>42</b>
<b>6. ZAKLJUČAK .....</b>	<b>50</b>
<b>7. LITERATURA.....</b>	<b>51</b>

# 1. UVOD

Kalcificirajuće alge su specifična skupina organizama koji procesom biomineralizacije ugrađuju kalcijev karbonat u svoj talus i/ili kalcijev karbonat taloži na njihovoj površini (Borowitzka 1982). Kalcijev karbonat je najzastupljeniji biogeni mineral (Lowenstam i Weiner 1989) te specifična kontrola koju ove alge imaju nad njegovim taloženjem ukazuje da se radi o procesu biomineralizacije. U ekološkom i geološkom kontekstu, kalcificirajuće alge su od velike važnosti. Naime, osim što služe kao stanište brojnim drugim organizmima, često dominiraju u životnim zajednicama i biomineralizacijom utječu na kemiju ekosustava (Boskey 1998). Također, sastavni su dio sedimenta s obzirom na mogućnost fosilnog očuvanja, zbog čega su pogodan materijal za paleoekološka istraživanja (npr. Coletta i sur. 2001, Pentecost i sur. 2006).

## 1.1. Ekologija Charophyta

Velika količina karbonatnih naslaga u slatkovodnim ekosustavima rezultat je aktivnosti kalcificirajućih zelenih algi koljena Charophyta (Tappan 1980), odnosno parožina, čiji predstavnici nastanjuju i krške vode Hrvatske. Parožine su makrofiti i kao takve su fundamentalne za strukturu i funkciju ekosustava (Schubert i Blindow 2003). Naime, prisutnost makrofita u vodenim sustavima je bitna budući da oni utječu na protok vode i njenu kakvoću, kruženje nutrijenata i procese sedimentacije. Nadalje, služe kao stanište i sklonište brojnim beskralježnjacima i ribama, a ujedno su i izvor hrane za brojne organizme (Haslam 1987). Dakako, prisutnost i raznolikost makrofita u vodenim ekosustavima se razlikuje što je sukladno ekološkim preferencijama pojedinih vrsta (Bornette i sur. 1994).

Parožine obično obitavaju u bočatim vodama i na pjeskovitim i muljevitim slatkovodnim staništima kao što su jezera, potoci, bare, kanali i lokve (Slika 1) (Schubert i Blindow 2003). Najčešće ih nalazimo u mirnom i stabilnom slatkovodnom okolišu (Blindow i sur. 2003) gdje su male varijacije u mikrostaništu budući da parožine iskazuju nisku toleranciju na promjene brzine protoka, dubine, osvjetljenja i tipa supstrata na staništu (Vieira i Necchi 2002). Ove činjenice djelomično objašnjavaju specifičnu distribuciju ovih organizama u vodenim sustavima. Također, za ekologiju Charophyta je karakteristično da

dominiraju ekosustavima koji su siromašni nutrijentima (Scheffer i sur. 1992, Blindow i sur. 2003). Stoga, ne čudi da se parožine često koriste kao bioindikatori kakvoće vode (Krause 1981).



Slika 1. Prikaz talusa alge *Chara globularis* Thuill. 1799 (gore – preuzeto s <http://www.museumwales.ac.uk>) i *Chara vulgaris* L. 1753 (dolje desno – preuzeto s <http://www.biolib.cz>) te jezerske livade alge *Chara vulgaris* (dolje lijevo – preuzeto s <http://www.biolib.cz>).

Najvažniji okolišni čimbenik koji određuje rast i razvoj Charophyta je svjetlost. Naime, parožine često dominiraju na velikim dubinama u jezerima s velikom prozirnošću te spadaju među najdublje makrofitske kolonizatore u jezerima (Chambers i Kalff 1985). Također, masovna prisutnost parožina u vodenom ekosustavu podrazumijeva stanište s tvrdom vodom, visokog alkaliniteta i relativno visokih pH vrijednosti (Blindow i sur. 2003). S obzirom da su u tvrdim vodama uz kalcijeve katione prisutni i bikarbonatni anioni, oni predstavljaju važan izvor ugljika koji ovi makrofiti crpe iz vode u procesu biomineralizacije. Tako na primjer, rod *Chara* preferira vode bogate kalcijem s rasponom pH vrijednosti 6-10 (Moore 1986). Temperatura je još jedan u nizu važnih ekoloških čimbenika koji utječu na razvoj



parožina, s obzirom da djeluje na njihove fiziološke procese i, prije svega, fotosintetsku i kalcificirajuću aktivnost (Carlstein 2002). Naime, u usporedbi s drugim vodenim biljem na istom staništu, razvoj oospora i bulbila parožina zahtjeva više temperature (van den Berg i sur. 1998).

### **1.1.1. Utjecaj Charophyta na ekosustav**

U nekim ekosustavima Charophyta su dominantna komponentna submerznih makrofita što rezultira pojavom charophytskih livada i „Chara-jezerima“ (Schubert i Blindow 2003). Ta pojava je ekološki jako važna zbog nekoliko razloga:

- livade Charophyta imaju veliku biomasu i mogu akumulirati znatnu količinu nutrijenata koje zadržavaju kroz dulje vremensko razdoblje, što pak doprinosi održavanju niske trofije sustava (Kufel i Kufel 2002);
- livade Charophyta stabiliziraju sediment što povećava prozirnost vode (van Donk i van de Bund 2002, Nöges i sur. 2003);
- alge imaju veliku površinu koju naseljavaju brojni mikroorganizmi koji predstavljaju izvor hrane za organizme makrozoobentosa, što je od velike važnosti u zimskim mjesecima kada većina makrofita, izuzev parožina, odumire i nestaje (Moore 1986);
- zbog bogatstva mikroniša, Charophyta predstavljaju sklonište i stanište brojnim organizmima (Hansen i sur. 2010);
- parožine izlučuju alelopatske komponente koje inhibiraju razvoj fitoplanktona (Wium-Andersen i sur. 1982);
- livade Charophyta vrše biološku dekalifikaciju vode (Kufel i Kufel 2002) uslijed koje je moguća koprecipitacija fosfora i kalcita što može imati utjecaja na kruženje fosfata u ekosustavu (Koschel i sur. 1983).

Također, kao i drugi vodeni makrofiti, i Charophyta utječu na hidrologiju sustava pri čemu svojom prisutnošću smanjuju dubinu vodenih objekata i brzinu protoka (Kaenel i sur. 2000).

#### **1.1.1.1. Utjecaj Charophyta na kruženje nutrijenata i hranidbenu mrežu**

Livade Charophyta mogu utjecati na kruženje nutrijenata u ekosustavu na nekoliko načina. Prvi, a vjerojatno i najvažniji, utjecaj je ugradnja nutrijenata u biomasu alge. Pri tome

je količina ugrađenih nutrijenata dirigirana produktivnošću Charophyta, njihovom maksimalnom mogućom biomasom, dostupnošću nutrijenata u okolišu u kojem se nalaze te prezimljavanjem i brzinom razgradnje samih algi (Kufel i Kufel 2002). Budući da Charophyta stvaraju guste livade, one potiču sedimentaciju i sprječavaju resuspenziju čestica sedimenta, čime ujedno sprječavaju povratak nutrijenata pohranjenih u sedimentu u ciklus kruženja u sustavu. Stoga, ne čudi da je za populacije Charophyta uvriježen naziv da u ekosustavima predstavljaju „zamke“ za nutrijente (Kufel i Kufel 2002).

Charophyta su kao makrofiti dio hranidbene mreže te ulaze u kompeticijske odnose s fitoplanktonom i perifitonom (van Donk i sur. 1993). Primjerice, Kufel i Ozimek (1994) su pokazali da zahvaljujući kompeticiji za fosfate, alge roda *Chara* održavaju biomasu fitoplanktona niskom, pri čemu se utjecaj odražava na više trofičke kategorije – zooplankton i ribe. Također, Charophyta koji nastanjuju sedimente obogaćene organskom tvari su sposobni opskrbljivati dno kisikom čime stvaraju povoljne uvjete za procese nitrifikacije/denitrifikacije (Lijkiema 1994) što posljedično utječe na dostupnost dušika potrebnog za razvoj fitoplanktona.

#### **1.1.1.2. Odnos Charophyta i drugih organizama u ekosustavu**

Kao i ostali makrofitski organizmi, i Charophyta služe kao stanište brojnim organizmima. Riječ je o specifičnoj obraštajnoj zajednici, točnije epifitonu, koji uglavnom sačinjavaju bakterije, protozoa i alge te beskralježnjaci. Obraštanje parožina može imati negativan utjecaj na njihov razvoj budući da obraštajna zajednica može smanjiti apsorpciju nutrijenata (Scheffer 2001), kao i smanjiti stupanj osvjetljenosti, čak i do 80% (Ondok 1978). No, ta ista obraštajna zajednica služi kao izvor hrane drugim organizmima kao što su beskralježnjaci koji struganjem „čiste“ makrofite što ima povoljan utjecaj na njihov rast i razvoj (Jones i sur. 1999, James i sur. 2000). Važno je napomenuti da specifična morfologija i tekstura površine makrofita utječe na strukturu zajednice organizama koja će ih naseljavati (Wetzel 2001, Messyaszi i Kuczyńska-Kippen 2006). S obzirom na tu činjenicu, uočeno je da parožine naseljavaju specifične zajednice epifitskih organizama (Messyaszi i Kuczyńska-Kippen 2006), na koje uvelike utječu i fizikalno-kemijski parametri okolne vode, sezonalnost, kao i biotičke interakcije kao što je alelopatija (Duggan 2001). Također, osim kao stanište,

Charophyta služe kao sklonište zooplanktonskim organizmima pred njihovim predatorima ribama (Persson i Eklov 1995) i kao supstrat za odlaganje jaja.

Što se tiče dosadašnjih istraživanja suodnosa i suživota Charophyta i drugih organizama, uglavnom se obrađuju teme utjecaja parožina na fitoplanktonsku i zooplanktonsku komponentu (Koschel i sur. 1983, Balls i sur. 1989, Jeppesen i sur. 1994, van den Berg i sur. 1998, Messyas i Kuczynska-Kippen 2006). Primjerice, van den Berg i sur. (1998) su uočili da je u područjima gdje obitava rod *Chara* i do 30 puta niža gustoća fitoplanktona što bi mogao biti rezultat nekoliko čimbenika – kompeticije za nutrijente (Kufel i Ozimek 1994), precipitacije kalcita uzrokovanom povišenom pH vrijednošću unutar livada Charophyta (Koschel i sur. 1983) i/ili alelopatskog učinka Charophyta (Wium-Andersen i sur. 1982). Neki autori smatraju da je zasjenjenje koje je rezultat prisutnosti Charophyta važan čimbenik koji također ima negativne učinke na razvoj fitoplanktona (Wetzel 1975, Ozimek i sur. 1990), a treba uzeti u obzir i činjenicu da zooplankton koji koristi populacije Charophyta kao zaklon tijekom dana, značajno utječe na smanjenje fitoplanktonske biomase (Lauridsen i sur. 1998, Jürgens i Jeppesen 1998). Važno je napomenuti da su u dosadašnjim istraživanjima parožina, ostale skupine organizama uglavnom zanemarivane (npr. Boots i Cowell 1993, van den Berg i sur. 1998, Marklund i sur. 2001, Hansen i sur. 2010). Postoje i iznimke, tako da je, na primjer, poznato da se ličinke roda *Liaphlus* hrane isključivo parožinama te su stoga razvile specifične kukaste organe za hranjenje kojima probijaju kalcificiranu površinu (Schubert i Blindow 2003). Također, istraživanje Sviben i sur. (u pripremi) je ukazalo na značajnost parožina, točnije roda *Chara*, kao supstrata za organizme makrozoobentosa. Osim izuzetne brojnosti beskralježnjaka koji obitavaju na ovim algama, a usprkos izraženoj kalcificiranosti tkiva, zabilježena je i velika biološka raznolikost u usporedbi s drugim supstratima, kao što su listinac i pijesak. Pritom su ličinke kukaca bile najbrojniji predstavnici makrozoobentosa.

### **1.1.1.3. Alelopatija Charophyta**

Mnogi predstavnici Charophyta imaju poseban oporni miris što je vezano uz pojavu alelopatije. Naime, produkcija alelopatskih komponenti od strane makrofita je djelotvorna obrambena strategija protiv fotosintetskih organizama s kojima su dotični makrofiti u kompeticiji za svjetlost i hranu. Nekoliko istraživanja je pokazalo da postoji povezanost

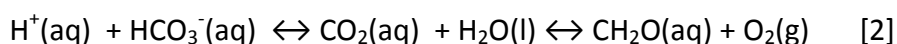
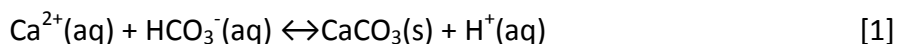
između jezera niske trofije i alelopatskih komponenti koje izlučuju Charophyta (Kleiven i Szczepańska 1988, Blindow i Hootsmans 1991, Schubert i Blindow 2003). Kao što je već spomenuto, parožine preferiraju čistu vodu odnosno sustave niske trofije, a gustoća perifitonskih organizama na njima je niska (Blindow 1987, Blindow i Hootsmans 1991). Wium-Andersen i sur. (1982) su izolirali heterocikličke sumporne supstance ditiolan i trititan iz nekoliko vrsta Charophyta za koje se pokazalo da inhibiraju fotosintezu dijatomeje *Nitzschia palea*. Također, pokazalo se da ekstrakt vrste *Chara tomentosa* inhibira rast biljke *Lepidium sativum* (Kleiven i Szczepańska 1988), dok voda iz kulture vrste *Chara globularis* inhibira rast zelene alge *Scenedesmus communis* (Blindow i Hootsmans 1991). Unatoč ovim rezultatima, nema čvrstog dokaza da parožine selektivno utječu na fitoplankton te do danas nije napravljena studija koja bi dokazala alelopatiju Charophyta *in situ*. Što se tiče zooplanktona, za sad je jedino uočeno da predstavnici *Nitella* sp. luče specifične komponente koje se povezuju sa smanjenjem brojnosti roda *Daphnia* u okolini tih algi (Blindow i Hootsmans 1991).

#### **1.1.1.4. Biomineralizacija i fotosinteza**

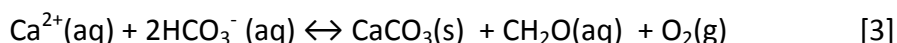
Biomineralizacija je proces kojim živući organizmi stvaraju ili sudjeluju u stvaranju minerala (Boskey 1998), a rasprostranjen je među različitim skupinama organizama – od dijatomeja, algi, spužvi, koralja, mekušaca, školjakaša i člankonožaca do kralježnjaka. Biomineralizacija može biti biološki inducirana ili biološki kontrolirana (Lowenstam 1981). U slučaju kalcificirajućih algi s talusom riječ je o biološki induciranoj kalcifikaciji budući da je precipitacija rezultat interakcije okoliša i biološke aktivnosti organizma pri čemu sam organizam nema kontrolu nad tipom minerala koji će nastati (Lowenstam 1981).

Charophyta kao kalcificirajuće alge karakterizira pasivna biomineralizacija koja se zbiva na površini stanične stijenke cilindričnih internodalnih stanica koje su promjera 1-2 mm i duljine 150-200 mm (Borowitzka 1982). Tijekom rasta i fotosintetske aktivnosti stanice Charophyta na području membrane razvijaju alternirajuće kisele i alkalne zone (tzv. polarizacija pH vrijednosti) što je povezano s procesom kalcifikacije (Walker i Smith 1977, Lucas i Nuccitelli 1980). Valja napomenuti da pojava povezanosti fotosinteze i biomineralizacije nije svojstvena samo parožinama već da se javlja i kod kokolitoforidnih algi, vodenog vaskularnog bilja, kao što je rod *Potamogeton*, te nekih vrsta koralja sa

simbiontskim algama (McConnaughey 1998). Naime, kod tih organizama je uočeno da, ako obitavaju u umjereno alkalnim vodama bogatim kalcijem, brzina kalcifikacije odgovara brzini odvijanja fotosinteze, pri čemu proces kalcifikacije [1] generira protone potrebne za proces fotosinteze [2]:



Zbrajajući reakcije [1] i [2] dobivamo sumarni proces koji obuhvaća učinke kalcifikacije i fotosinteze:



Ako se vratimo na prvi dio reakcije [2] uočiti ćemo da je glavni doprinos kalcifikacije fotosintezi povećanje koncentracije  $\text{CO}_2$ . To je važno zbog aktivnosti enzima RUBISCO (ribuloza bisfosfat karboksilaza-oksigenaza) koji katalizira prvi korak fiksacije ugljika u Calvinovom ciklusu, točnije, omogućuje ugradnju atoma ugljika iz atmosferskog  $\text{CO}_2$  u organske molekule (Smith i Walker 1980). No, nedostatak enzima RUBISCO jest mala učinkovitost budući da stanje zasićenosti s  $\text{CO}_2$ , koji mu je jedan od supstrata, postiže kod koncentracija koje su iznad atmosferskih vrijednosti tog plina. Zbog toga je RUBISCO kao enzim prilično spor (Raven i Johnston 1991), no povećanje koncentracije  $\text{CO}_2$  putem protonacije  $\text{HCO}_3^{-}$  u procesu kalcifikacije pomaže organizmima ubrzati proces fotosinteze. S druge strane, kalcifikacija pomaže organizmima da izbjegnu probleme izazvane difuzijom  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}^{+}$ , koja inače ograničava fotosintezu, upravo na način da se stvaraju odvojene kisele i alkalne zone na membrani stanica kao što je to uočeno u parožina (McConnaughey 1998). Alkalne zone su specijalizirane za proces primanja protona pri čemu se oslanjaju na proces kalcifikacije koji te protone generira, dok su kisele zone specijalizirane za izlučivanje protona i iskorištavanje bikarbonata (McConnaughey 1998).

#### 1.1.1.4.1. Model kalcifikacije Charophyta – rod *Chara*

Iako su svi fotosintetski aktivni organizmi sposobni precipitirati kalcijev karbonat, on je obično raspršen na njihovoj površini (Coletta i sur. 2001). Specifičnost parožina jest upravo u tome da specifična polarizacija pH vrijednosti rezultira specifičnim uzorkom inkrustacije koji je ponekad vidljiv golim okom (Schubert i Blindow 2003). Također, efikasnost uzimanja i iskorištavanja bikarbonata iz okolne vode je veća kod Charophyta u usporedbi s vaskularnim biljem što je rezultat postojanja specifičnih molekularnih procesa koji uvjetuju kalcifikaciju parožina (van den Berg i sur. 1999).

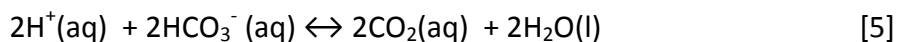
U slučaju algi roda *Chara*, alkalne i kisele zone se nalaze isključivo na površini membrane stanica, a njihova pojava je vezana uz specifičan tip organela – charosoma. Charosomi su unikatni, membranozni globularni organeli veličine 0.5-1  $\mu\text{m}$  koji se sastoje od razgranatih tubularnih invaginacija plazmatske membrane (Chilcott i Coster 1999). Ti organeli se u velikom broju nalaze u području kiselih zona, samo uz prisutstvo svjetlosti te tijekom fotosinteze (Lucas i Nuccitelli 1980). Njihova pojava je vezana uz iskorištavanje bikarbonata (Chau i sur. 1994) koji se zahvaljujući kotransportu s vodikovim ionima prenose u stanice alge. Naime, uočeno je da se na charosomima nalaze velike količine ATP sintaze koja translocira protone pri čemu se stvaraju lokalizirane kisele zone (pH oko 6) na vanjskoj površini membrane stanica. Te kisele zone se pojavljuju u obliku radijalnih pruga dugačkih 5 mm, a nalaze se između nešto užih alkalnih zona (pH oko 10) u čijem području dolazi do kalcifikacije (Chilcott i Coster 1999).

U razjašnjavanju mehanizma kalcifikacije roda *Chara* u početku je predložen model koji je pretpostavljao da  $\text{HCO}_3^-$  ioni difundiraju u područje alkalne zone gdje dolazi do deprotonacije i nastajanja  $\text{CO}_3^{2-}$  koji se potom vežu s  $\text{Ca}^{2+}$  ionima iz okolne vode, što rezultira taloženjem  $\text{CaCO}_3$  (Slika 2) (McConnaughey 1998). Međutim, mjerenjem sadržaja izotopa  $\text{C}^{14}$  u talogu karbonata izoliranog s površine algi, utvrđeno je da se ugljik potreban za kalcifikaciju i fotosintezu transportira isključivo preko kiselih zona (McConnaughey 1989a, 1989b). Točnije, pokazalo se da je ugljik koji taloži u području alkalnih zona prethodno apsorbiran u području nekalcificirajućih kiselih zona (McConnaughey 1991). Naime, puferi koji su trebali biti u kompeticiji s  $\text{HCO}_3^-$  ionima za prijenos protona u alkalnoj zoni nisu interferirali s kalcifikacijom, dok su puferi koji su kompetirali s  $\text{HCO}_3^-$  ionima za primanje protona u području kiselih zona imali inhibirajući efekt na kalcifikaciju. Na temelju pronađenoga, može

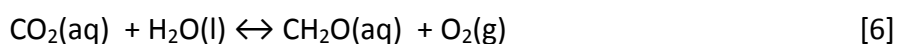
se zaključiti da ugljik koji se koristi za kalcifikaciju i fotosintezu, alge roda *Chara* uzimaju u području kiselih zona u formi  $\text{HCO}_3^-$  iona te ga za potrebe kalcifikacije, putem stanice translociraju u formi  $\text{CO}_2$  u područje alkalnih zona (Slika 2). Pitanje koje se postavlja vezano je uz mehanizam transporta iona kalcija i protona u područje alkalnih zona kalcifikacije. Predložen je model koji pretpostavlja postojanje enzima  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPaze te  $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$  izmjenu putem protutransporta (McConnaughey i Falk 1991). Po tom modelu stanica bi skladištila  $\text{Ca}^{2+}$  ione preuzete iz okoline te ih transportirala u područje alkalnih zona. Pri tome bi  $\text{CO}_2$ , koji je nastao u stanici konverzijom iz  $\text{HCO}_3^-$  iona, difundirao u područje alkalne zone gdje bi došlo do slijedeće kemijske reakcije:



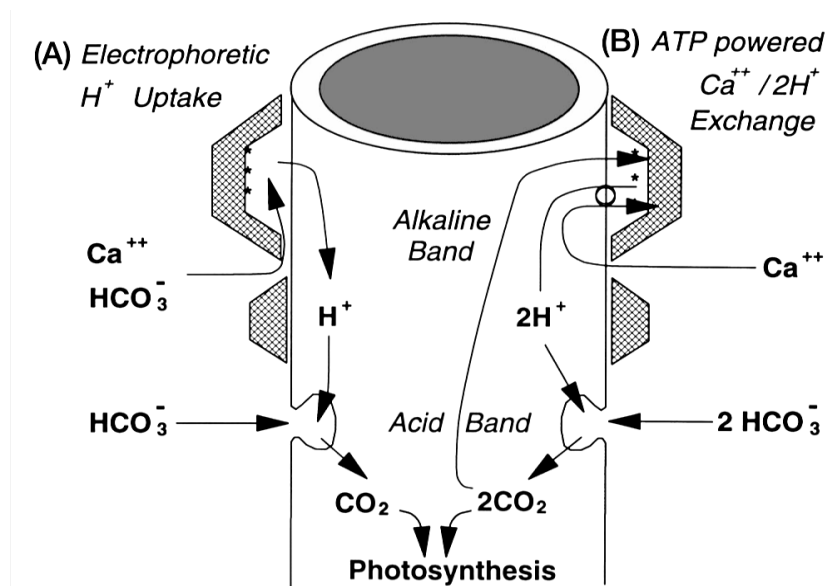
Protoni koji se protutransportiraju zahvaljujući  $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$  mehanizmu, uklanjaju se iz alkalne zone (McConnaughey i Whelan 1997) te ulaze u stanicu gdje sudjeluju u konverziji  $\text{HCO}_3^-$  u  $\text{CO}_2$ . Iako sama konverzija još uvijek nije u potpunosti razjašnjena, pretpostavlja se da  $\text{HCO}_3^-$  ioni aktivno ulaze u stanicu u kiseloj zoni u simportu s protonima čemu u prilog ide postojanje ATP sintaze u charosomima (Chilcott i Coster 1999). U samim stanicama dolazi do deprotonacije pri čemu nastaju  $\text{CO}_2$  i  $\text{OH}^-$ . Budući da je ta kemijska reakcija sama po sebi spora, najvjerojatnije je konverzija katalizirana enzimom karboanhidraza, čije su povećane koncentracije uočene u područjima kiselih zona (Staal i sur. 1989). Naravno,  $\text{OH}^-$  ioni bi se potom ispumpavali iz stanice mehanizmom neovisnim o ATP sintazi. Sukladno, sumarna reakcija u kiseloj zoni bi bila slijedeća:



Valja napomenuti da je za nukleaciju i rast biominerala potrebno postojanje mikropodručja s dovoljnom lokalnom prezasićenosti (McConnaughey i Whelan 1997), što je i uočeno kod roda *Chara*. Naime, kod tih algi do nove kalcifikacije dolazi između površine stanice i već prethodno nataloženog karbonata što ide u prilog postojanju  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPazne pumpe. Također, uzimajući u obzir reakciju fotosinteze koja se događa u kloroplastima:



moгуće je uočiti da se zbrajanjem reakcija [4], [5] i [6] dobiva već spomenuta sumarna reakcija [3]. Pri tome valja imati na umu da ovaj model nije u potpunosti dokazan što je posljedica specifične fiziologije organizama, kao i zbog eksperimentalnih ograničenja.



Slika 2. Shematski prikaz kalcifikacijskog modela alge roda *Chara*. (A) protonska elektroforeza pokrenuta membranskim električnim potencijalom. (B)  $\text{Ca}^{2+}$ - $2\text{H}^{+}$  protutransport kataliziran  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPazom. Preuzeto iz McConnaughey 1998.

#### 1.1.1.4.2. Uloga kalcifikacije

Iako je već djelomično objašnjena kalcifikacija kao proces koji generira protone i povećava koncentraciju  $\text{CO}_2$ , što pozitivno utječe na fotosintezu, valja napomenuti da ovaj proces ima još nekoliko važnih uloga.

Ono što bi se intuitivno moglo zaključiti jest da talog kalcijeva karbonata služi kao obrana od herbivornih organizama. Međutim, činjenica je da su se kalcificirajuće alge razvile prije nego što su evoluirali herbivori makrofaune što pak implicira da se ovaj proces prvotno nije razvio kao obrambeni mehanizam protiv herbivora (Hay i sur. 1994). Kasnije je proces kalcifikacije vjerojatno odigrao važnu ulogu u vidu prirodne selekcije. Također, valja pojasniti da karbonati imaju svojstva koja često smetaju konzumentima zbog čega ih oni izbjegavaju: fizički su tvrdi i neutraliziraju kiseline. No, njihov nastanak je povezan s asimilacijom nutrijenata (McConnaughey i Whelan 1997). Naime, uočeno je da fosfati, nitrati, nitriti, amonijak, kalij, željezo i magnezij mogu biti asimilirani mehanizmima koji su povezani s



izlučivanjem protona u procesu biomineralizacije, posebice u uvjetima nedostatka nutrijenata (McConnaughey i Whelan 1997). To djelomično objašnjava dominaciju kalcificirajućih algi u jezerima siromašnim nutrijentima.

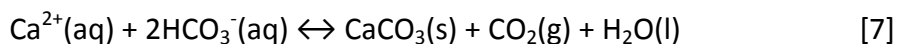
## **1.2. Charophyta u Hrvatskoj**

Charophyta su u Hrvatskoj sustavno istraživani dulji niz godina, no, isključivo s aspekta rasprostranjenosti i taksonomije i to na području NP Plitvička jezera, NP Krka, a nedavno su započela i istraživanja u sklopu Parka prirode Vransko jezero (Blaženčić i Blaženčić 1983, Blaženčić 1984, Blaženčić i Blaženčić 1990, Blaženčić i Blaženčić 1990-91, Blaženčić i sur. 1991, Blaženčić i Blaženčić 1992, Blaženčić i Blaženčić 1994, Blaženčić i Randelović 1994, Blaženčić i Blaženčić 1995, Blaženčić i Blaženčić 1996, Blaženčić i sur. 1996, Blaženčić i Blaženčić 2002, Blaženčić i Blaženčić 2003, Blaženčić i sur. 2006a, Blaženčić i sur. 2006b).

### **1.2.1. Sedrotvorni sustav Plitvičkih jezera**

Kompleks Plitvičkih jezera je specifičan krški hidrosustav koji je do danas bio predmet brojnih istraživanja – od onih koja se tiču hidromorfoloških i geomorfoloških karakterizacija (Riđanović i Božičević 1996), kemizma vode (Srdoč i sur. 1985) i antropogenog utjecaja (Obelić i sur. 2005) do onih koja se tiču istraživanja flore (Šeljuga i Hršak 1994), faune (Habdija i sur. 2004, Previšić i sur. 2007, Kučinić i sur. 2008), trofičke strukture makrozoobentosa (Habdija i sur. 1994), transporta sestona (Špoljar i sur. 1994) i dinamike organske tvari (Miliša i sur. 2006). Specifičnost Plitvičkih jezera je upravo u procesu osedranja koje je rezultiralo razvojem barijera i kaskadno nanizanim baražnim jezerima. Sedra je sedimentna stijena koja inače nastaje u slatkovodnim sustavima kao rezultat taloženja kalcijevog karbonata na organskom materijalu (Riding 1991), a obično sadržava ostatke mikro- i makrofita, beskraljjeznjaka i bakterija (Ford i Pedley 1996). Važno je napomenuti da sedra nastaje u jedinstvenim uvjetima koji podrazumijevaju specifičnu kombinaciju biotičkih i abiotičkih čimbenika (Riding 2000), odnosno, produkt je i fizikalno-kemijskih i bioloških procesa taloženja. Pedley (2000) smatra da su fizikalno-kemijski procesi dominantni na mjestima bržeg toka vode, kao što su barijere na kojima je izražena aeracija

vode, dok bi uloga biote bila izraženija u sporijim dijelovima toka i u stajaćicama. Sam proces taloženja karbonata može se jednostavno opisati slijedećom jednačinom:



#### **1.2.1.1. Abiotička komponenta osedranja**

Neki autori su mišljenja da osnovnu ulogu pri nastanku sedre imaju fizikalno-kemijski uvjeti na staništu, dok sami organizmi predstavljaju podlogu na koju se taloži karbonat (Riding 1991). Naravno, osnovni uvjet za to je prezasićenost vode karbonatom, a da bi došlo do njegove precipitacije potrebno je prijeći kinetičku barijeru nukleacije i rasta kristala koja je relativno visoka. Kao nukleus često služe mineralne čestice u vodi, skeleti ili dijelovi skeleta organizama te sami organizmi, primjerice cijanobakterije i bakterije (Dittrich i sur. 2004). Taloženje može biti inhibirano prisutnošću stranih iona, npr. iona metala (posebice  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ) koji se adsorbiraju na kristale kalcita te sprečavaju daljnji rast (Zeppenfeld 2003). Inhibitorsko djelovanje iskazuju i neke organske tvari (Zhang i sur. 2001), kao što je humusna kiselina, koje se također vežu na aktivna mjesta rasta na površini kristala (Reddy i Hoch 2001).

Uzevši u obzir samo abiotičku komponentu osedranja, proces bi se mogao opisati na slijedeći način. Voda nakon prolaska kroz slojeve tla biva obogaćena s  $\text{CO}_2$ . Prilikom izbijanja vode na površinu dolazi do izlaska  $\text{CO}_2$  u atmosferu, uzrokovano pomicanjem kemijske ravnoteže [7], tako da voda postaje prezasićena s obzirom na kalcijev karbonat. Nakon što voda dosegne određen stupanj prezasićenosti te ukoliko ostali čimbenici podržavaju taloženje, dolazi do osedranja (Kempe i Emeis 1985). Dakako, izlazak  $\text{CO}_2$  iz vode ili isplinjavanje je povećano na barijerama i mjestima s turbulentnijim tokom što može rezultirati i nastankom abiotički precipitiranog kalcita, specifičnog romboidnog oblika (Pedley 2000).

#### **1.2.1.2. Biotička komponenta osedranja**

Organizmi kao sedrotvorci imaju dvojaku ulogu u nastanku sedre - fizičku i kemijsku (Chen i sur. 2004). Fizička uloga podrazumijeva zadržavanje i vezanje mikroskristalića,

nukleaciju i inkrustaciju, a kemijska uloga podrazumijeva uklanjanje CO<sub>2</sub> iz vode, najčešće procesom fotosinteze.

Najčešće se u kontekstu utjecaja biote na osedranje spominju mukozne tvorevine koje izlučuju bakterije, cijanobakterije i eukariotske alge. One mogu činiti osnovu za nastanak sedre (Winsborough 2000) budući da može doći do kalcifikacije njihovog ekstracelularnog matriksa. DéFarge i sur. (1996) smatraju da do nukleacije u tom slučaju dolazi na kiselinskim skupinama polisaharida gdje dolazi do vezanja divalentnih kationa. Također, mreža polisaharida omogućuje nastanak prezasićenih mikrodomena, u kojima je proces taloženja moguć. Uz već spomenute organizme, i mahovine se često navode kao značajni sedrotvorci budući da njihovu hidrofilnu površinu često nastanjuje raznolika obraštajna zajednica (Turner i Jones 2005). Također, dokazano je da do nukleacije kristala dolazi i na dršcima i mukopolisaharidnim produktima algi kremenjašica (Winsborough 2000) koji zadržavaju mikrokristaliće iz vode te služe kao centri rasta kristala.

Od ostalih biotičkih komponenti valja spomenuti i metaboličke procese mikroorganizama koji također mogu utjecati na precipitaciju karbonata. Fotosintetsko ugrađivanje CO<sub>2</sub> i/ili HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> te bakterijska amonifikacija, denitrifikacija i redukcija sulfata mogu povišati alkalinitet i stimulirati precipitaciju (Riding 2000). Pedley (2000) navodi da postojanje gradijenta koncentracije CO<sub>2</sub> u blizini obraštajne zajednice kao rezultata fotosinteze može imati za posljedicu taloženje karbonata u uvjetima male brzine strujanja vode.

Drysdale (1999) je pokazao da ličinke tulara iz porodice Hydropsychidae utječu na osedranje budući da se na njihova skloništa i mreže veže kalcit. Također, Leggitt i Cushman (2001) su opisali fosilni jezerski tip sedre kojim dominiraju naslage kućica tulara. Između fosiliziranih kućica uvijek se nalazi sloj fosiliziranog obraštaja. Takva slojevitost vjerojatno je vezana uz životni ciklus tulara.

### **1.2.2. Plitvička jezera i Charophyta**

Istraživanja Charophyta u sklopu NP Plitvička jezera provedena su 90-ih godina prošlog stoljeća (Blaženčić i Blaženčić 1990-91, Blaženčić i sur. 1991, Blaženčić i Blaženčić 1992, 1995, 1996, Blaženčić i sur. 1996), no, do danas su ta istraživanja ostala samo na razini taksonomije i distribucije populacija. Na području Plitvičkih jezera je do sada zabilježeno 8

vrsta Charophyta: *Chara vulgaris* L. 1753, *Chara rudis* A. Br. ex Leonh. 1857, *Chara globularis* Thuill. 1799, *Chara aspera* Deth. ex Willd. 1809, *Chara contraria* A. Br. ex Kutz. 1845, *Chara delicatula* Ag. 1824, *Chara hispida* L. 1753 i *Nitella opaca* (Ag. Ex Bruz.) Ag. 1824.

### 1.3. Ciljevi istraživanja i radna hipoteza

#### 1.3.1. Ciljevi istraživanja

Osnovni ciljevi provedenog istraživanja bili su:

- Odrediti epifitsku faunu na površini alge roda *Chara* koja obitava na gornjem i donjem dijelu talusa pri dubinama od 1, 5 i 10 metara u jezeru Prošće (NP Plitvička jezera). Distribucija epifita se može korelirati s ekološkim parametrima što može dati informaciju o specifičnoj ekologiji organizama i o tome kako se sama distribucija mijenja s promjenom dubine.
- Odrediti količinu fotosintetskih pigmenata (klorofila *a*, klorofila *b* i karotenoida) u tkivu alge roda *Chara* na gornjem i donjem dijelu talusa pri dubinama od 1, 5 i 10 metara u jezeru Prošće te utvrditi mijenjaju li se ti omjeri značajno s promjenom dubine i u ovisnosti o količini kalcificiranosti tkiva.
- Utvrditi količinu i porijeklo sedre na površini alge roda *Chara* pomoću analize izotopa ugljika  $^{13}\text{C}$  i kisika  $^{18}\text{O}$ . Ovime se željelo utvrditi da li je sedra taložena na površini alge roda *Chara* u sustavu Plitvičkih jezera rezultat biološke kalcifikacije, odnosno, biomineralizacije ili isključivo abiotičke mineralizacije, odnosno, fizikalno-kemijskih procesa osedavanja koji se odvijaju u blizini površine tkiva alge.

#### 1.3.2. Radna hipoteza

Na temelju postavljenih ciljeva istraživanja može se definirati slijedeća radna hipoteza:

- zajednica epifitskih organizama na površini alge roda *Chara* pokazat će razlike na gornjem i donjem dijelu talusa alge kao i na različitim dubinama jezera Prošće;
- količina fotosintetskih pigmenata u tkivu alge *Chara* će pokazati razliku između gornjeg i donjeg dijela talusa i razlikovat će se pri različitim dubinama;

- izotopska analiza sedre će upućivati na isto porijeklo sedre neovisno o dubini uzorkovanja;
- količina sedre istaložene na algi će se razlikovati pri različitim dubinama uzorkovanja.

## 2. PODRUČJE ISTRAŽIVANJA

### 2.1. Baražni sustav Plitvičkih jezera

Plitvička jezera ( $44^{\circ}85'N$ ,  $15^{\circ}62'E$ ) su smještena u krškoj regiji sjeverozapadnog dijela Dinarida između planinskih sustava Kapele i Plješevice. To je sustav od šesnaest baražnih jezera koji se pruža 9.05 km u smjeru jug-sjever, od najjužnijeg jezera Prošće do završetka jezera Novakovića brod odakle voda dalje otječe rijekom Koranom. S obzirom na geološku podlogu jezera su podijeljena na Gornja (12) koja leže na dolomitnoj podlozi i Donja (4) koja se nalaze na rudistnim vapnencima (Riđanović 1994). Čitavo područje izgrađeno je od naslaga mezozojske (vapnenci i dolomiti) i kenozojske (kvartarna sedra) starosti. Jezera primaju vodu iz niza okolnih izvora i pritoka, od kojih su veći Bijela i Crna Rijeka koje se spajaju u Maticu, te Rječica i potok Plitvica. Krška podloga uvjetuje niz podzemnih dotjecanja i otjecanja te stoga vodna bilanca ovog područja još uvijek nije potpuno razjašnjena. Sedra koja se stvara u hidrosustavu Plitvičkih jezera spada u fluvijalni baražni model (Ford i Pedley 1996).

Zbog specifičnosti ovog područja, ali prije svega zbog fenomena osedranja, Plitvička jezera su 1949. godine proglašena Nacionalnim parkom.



Slika 3. Profil NP Plitvička jezera. Oznaka je postaja istraživanja na jezeru Prošće.

## 2.2. Postaja istraživanja

Budući da je istraživanje provedeno na algi roda *Chara*, za mjesto uzorkovanja odabrano je jezero Prošće gdje je već dulji niz godina zabilježeno prisutstvo livada Charophyta (Slika 3). Jezero Prošće se u baražnom sustavu nalazi na 636 metara n.v. te ima površinu od 0,68 km<sup>2</sup> i maksimalnu dubinu od 38 m. Koordinate postaje istraživanja bile su 44°5133"N i 15°3609"E. Sama postaja je u maloj uvali na istočnoj strani jezera koja je okružena vegetacijom bukve (*Fagus sylvatica*), a muljevito je dno prekriveno algom roda *Chara*.



Slika 4. Priprema za zaron u jezeru Prošće (lijevo). Livada alge *Chara rudis* na 1 metar dubine na postaji istraživanja (desno). Foto: Renata Matoničkin Kepčija.

### 3. MATERIJALI I METODE

Terenski dio istraživanja obuhvatio je jedan izlazak na teren, 17.07.2010., pri čemu je uzorkovan potrební materijal.

#### 3.1. Epifitska fauna

Duplikati alge roda *Chara* uzorkovani su na jezeru Prošće na odabranoj postaji na dubinama 1, 5 i 10 metara. Pritom su na dubinama od 5 i 10 metara uzorci skupljeni u plastične vrećice ronjenjem te su nakon izrona preraspodijeljeni u odgovarajuće posude. Zasebno se vršilo uzorkovanje gornjeg i donjeg dijela talusa alge. Skupljeni uzorci su se za potrebe analize makrozoobentosa konzervirali na terenu u 80%-tnom etanolu u plastičnim bocama s dvostrukim poklopcem kako bi se spriječilo hlapljenje alkohola, dok su se uzorci za analizu mikrozoobentosa (Protozoa i manji Metazoa) spremali u posude s vodom iz samog jezera te se nisu konzervirali. Svi uzorci su se naknadno obradili u laboratoriju, s time da su se uzorci mikrozoobentosa morali obraditi unutar 48 sati od uzorkovanja. Uzorci makrozoobentosa su pregledavani u petrijevim zdjelicama promjera 10 cm, a sami organizmi su uz pomoć lupe (Stemi 2000-C, Zeiss) odjeljivani, prebrojavani i determinirani do razine vrste ili najniže taksonomske kategorije, ovisno o oštećenju i razvojnóm stadiju jedinki. Za determinaciju jedinki makrozoobentosa su korišteni slijedeći ključevi: Engblom 1996, Meinander 1996, Nilsson i sur. 1996, Norling i Sahlén 1997, Waringer i Graf 1997, Hölzel 2002. Uzorci mikrozoobentosa su pregledavani pod invertnim mikroskopom (Axiovert 35, Opton), a za determinaciju organizama su se koristili slijedeći ključevi: Kahl 1930-35, Streble i Krauter 1973, Foissner i sur. 1991, 1992, 1994, 1995, Foissner i Berger 1996.

#### 3.2. Fotosintetski pigmenti

Uzorci alge za analizu fotosintetskih pigmenata su na terenu četkicama očišćeni od obraštaja te umotani u aluminijsku foliju, spremljeni u tekući dušik i po dolasku u laboratorij stavljeni u liofilizator Christ, ALPHA 1-2. Idući dan su uzorci pohranjeni na -80°C. Protokol za



ekstrakciju fotosintetskih pigmenata je prilagođen za spektrofotometrijsko određivanje koncentracije pigmenata te je provođen u zasjenjenoj prostoriji.

Prije ekstrakcije pigmenata uzorci su izvađeni i materijal je premješten u tamne ependorf-epruvete volumena 2 ml te je usitnjen na homogenizatoru QIAGEN Tissue Lyser. Potom je odvajano po 30 mg materijala koji je stavljen u nove tamne ependorf-epruvete uz dodatak 5 mg kalcijevog karbonata. Pritom je rađeno po 8 replika svakog uzorka. Nakon toga je u ependorf-epruvete dodan 1 ml 80%-tnog hladnog acetona. Tijekom cijelog postupka, epruvete i aceton su držani na ledu. Potom je uslijedilo mućkanje uzoraka na mućkalici (tzv. vortex) te centrifugiranje u trajanju 10 min na 5000 g i temperaturi + 4°C. Supernatant je premješten u graduirane epruvete. U svrhu ekstrakcije pigmenata zaostalih u talogu, u ependorf-epruvete je dodan 100%-tni aceton te je materijal ponovo mućkan i 10 min centrifugiran na 5000 g i + 4°C. Nakon oba ciklusa centrifugiranja, sveukupnoj otopini pigmenata u graduiranim epruvetama je dodan 80%-tni aceton do volumena od 2,5 ml. Zatim je provedeno spektrofotometrijsko mjerenje na UV/VIS spektrofotometru SPECORD 40 (Analytik Jena) pri čemu je 80%-tni aceton služio kao slijepa proba. Apsorbacije su mjerene na tri valne duljine: 663, 646 i 470 nm, a koncentracija fotosintetskih pigmenata je određena prema slijedećim jednadžbama (Lichtenthaler 1987):

količina **klorofila a** :

$$c_a = \frac{12,21 \times A_{663} - 2,81 \times A_{646}}{1 \times 1000 \times m} \times V \text{ [mg/g svježe tvari]}$$

količina **klorofila b**:

$$c_b = \frac{20,13 \times A_{646} - 5,03 \times A_{663}}{1 \times 1000 \times m} \times V \text{ [mg/g svježe tvari]}$$

količina **ukupnih karotenoida**:

$$c_k = \frac{(1000 \times A_{470} - 3,27 \times c_a - 104 \times c_b) / 198}{1 \times 1000 \times m} \times V \text{ [mg/g svježe tvari]}$$

gdje je:

$c_a$  = sadržaj klorofila *a* (mg/g svježe tvari)

$c_b$  = sadržaj klorofila *b* (mg/g svježe tvari)

$c_k$  = sadržaj ukupnih karotenoida (mg/g svježe tvari)

$A_x$  = apsorbancija uzoraka pri određenim valnim duljinama

$V$  = volumen uzorka (ml)

$l$  = duljina optičkog puta (1 cm)

$m$  = masa uzorka (0,03 g)

Rezultati su prikazani kao srednja vrijednost osam replika  $\pm$  standardna pogreška.

### 3.3. Određivanje fizikalno-kemijskih parametara vode i mjerenje osvjetljenja

Od fizikalno-kemijskih parametara mjereni su: temperatura vode, količina otopljenog kisika, pH, alkalitet, ukupna tvrdoća, konduktivitet, orto-fosfati, amonijak, nitriti, nitrati i kemijska potrošnja kisika ( $KPK_{KMnO_4}$ ).

Temperatura vode, količina otopljenog kisika i konduktivitet su mjereni *in situ* oksimetrom (WTW Oxi 330/SET) odnosno konduktometrom (WTW LF 330). Mjerenje pH vršeno je također na terenu pH metrom (WTW 330i). Također, sa svake dubine je uzet uzorak vode za kemijsku analizu koja je provedena unutar 24 sata od uzimanja uzoraka. Analize su rađene prema metodama opisanim u APHA (1998).

Alkalinitet je određivan titracijom uzorka vode s 0,1 M HCl uz metilorange kao indikator. Ovim postupkom određen je takozvani metilorange alkalitet (m-alkalitet). Ukupna tvrdoća analizirana je kompleksometrijskom metodom. Metoda se zasniva na stvaranju kompleksa između iona kalcija i magnezija u vodi i EDTA, te u određivanju završne točke titracije na kojoj su vezani svi ioni. U tu svrhu su korištene indikatorske pufer tablete Merck 8430 i kompleksal otopina B (Kemika 11380).

Svi nutrijenti su određivani spektrofotometrijskom analizom uz korištenje HACH DR/2000 spektrofotometra. Orto-fosfati su određeni metodom s amonijevim molibdatom, amonijak metodom sa salicilnom kiselinom, nitrati uz uporabu natrijevog salicilata, a nitriti sa sulfanilnom kiselinom i 1-naftilaminom (Freier 1964).

$KPK_{KMnO_4}$ , kao indirektna mjera količine otopljene organske tvari u vodi, je određena uporabom kalijevog permanganata (Freier 1964) pri čemu permanganatni ion u kiseloj

otopini djeluje kao snažan oksidans. Po završetku oksidacije se dodaje otopina natrijevog oksalata u suvišku te se reakcijska smjesa retitrira s otopinom kalijevog permanganata.

Osvjetljenje na staništu je mjereno pomoću digitalnog mjerača (HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger).

### 3.4. Izotopska analiza karbonatnog taloga

U svrhu analize izotopa karbonatnih naslaga s površine talusa alge roda *Chara*, na terenu su skupljeni uzorci algi s dubina od 1, 5 i 10 metara i pohranjeni u 96%-tni etanol. Izotopska analiza je napravljena na apikalnim dijelovima talusa na Sveučilištu u Barceloni.

Ekstrakcija CO<sub>2</sub> je napravljena prema metodi koju je opisao McCrea (1950) automatiziranim putem na instrumentu Carbonate Kiel Device III (Thermo Finnigan) koji je spojen na maseni spektrometar MAT-252 (Thermo Finnigan). Uzorci su grijani 3 minute na 70°C u 100%-tnoj H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> kako bi materijal bio oslobođen organskih komponenti prije same analize. Kao standard je korišten NBS-19 s vrijednostima  $\delta^{13}\text{C}$  (PDB) = +1,95‰ i  $\delta^{18}\text{O}$  (PDB) = -2,20‰.

Metoda mjerenja stabilnih izotopa zasniva se na frakcionaciji izotopa, odnosno na reakciji koja rezultira izotopnom ravnotežom dviju ili više supstanci (Krauskopf 1979) uz faktor frakcionacije za distribuciju izotopa između dviju supstanci:

$$\alpha = \frac{R_A}{R_B}$$

gdje je  $R_A$ , primjerice, odnos  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  u tvari A, a  $R_B$  odnos  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  u tvari B. Teži izotopi preferiraju prelazak u kemijski spoj u kojem je element čvršće vezan. S obzirom da su razlike u ovako dobivenim vrijednostima izuzetno male, koristi se simbol  $\delta$  za prikazivanje izotopne frakcionacije. On prikazuje usporedbu izotopnog odnosa u uzorku s izotopnim odnosom u standardu prema jednadžbi:

$$\delta = \frac{R_{\text{uzorak}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \times 1000\text{‰}$$

gdje je  $R$  odnos  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ , odnosno  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ . Kao standard za ugljikove i kisikove izotope se najčešće koristi PDB (kalcijev karbonat belemnita iz Peedee Formacije).

Vrijednosti  $\delta^{18}\text{O}$  površinskih voda odražavaju evaporaciju, zaleđivanje i procese miješanja morske i kopnenih voda (Savin i Yeh 1981). Molekule vode koje sadrže  $^{16}\text{O}$  imaju slabije kemijske veze uslijed veće frekvencije njezine vibracije, nego molekule koje sadrže  $^{18}\text{O}$  (Richardson i McSween 1989). Zbog slabijih kemijskih veza lakši izotop  $^{16}\text{O}$  teži frakcioniranju tj. prijelazu iz čvrstog agregatnog stanja u tekuće, odnosno iz tekućeg u plinovito. Zbog te kinetičke frakcionacije, evaporacijom se voda obogaćuje izotopom  $^{18}\text{O}$ . Što je niži omjer  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ , odnosno što je uzorak obogaćeniji lakšim izotopima kisika, to je niža vrijednost  $\delta^{18}\text{O}$  (Murray 1991). S druge strane, mnoge reakcije u prirodi mogu dovesti do frakcionacije izotopa ugljika u prirodi, a najučinkovitiji je proces oksidacije – redukcije, u kojemu je teži izotop  $^{13}\text{C}$  koncentriran u oksidiranijem obliku (Richardson i McSween 1989). Posebno je važna reakcija fotosinteze kojom ugljik iz  $\text{CO}_2$  biva reduciran i ugrađen u organsku tvar jer se  $^{12}\text{C}$  radije koristi tijekom respiracije (zbog slabijih kemijskih veza što omogućava bržu reakciju), a preostali organski materijal je obogaćen izotopom  $^{13}\text{C}$  (Murray 1991). Zbog trošenja  $^{12}\text{C}$  tijekom fotosinteze, kopnene vode su općenito obogaćene  $^{13}\text{C}$ , odnosno imaju visoki  $\delta^{13}\text{C}$ . Nivo obogaćenja ovisi o produktivnosti pa biološki produktivnija područja pokazuju veće obogaćenje teškim izotopom  $^{13}\text{C}$ . S druge strane, duboke su vode obogaćene  $^{12}\text{C}$ . Naime, organska tvar tone kroz vodeni stupac, raspada se i pretvara se, djelovanjem bakterija, u anorganske spojeve kao što su nitrati i fosfati, te se duboke vode obogaćuju lakšim izotopom  $^{12}\text{C}$ , odnosno smanjuje se  $\delta^{13}\text{C}$ . Tako biološka aktivnost djeluje kao pumpa ugljika, posebno njegovog lakšeg izotopa,  $^{12}\text{C}$ , iz površinskih u duboke vode (Murray 1991).

U slučaju alge roda *Chara* je uočeno da niža energija aktivacije  $^{12}\text{C}^{16}\text{O}_2$  omogućuje bržu hidroksilaciju upravo tih molekula u odnosu na  $^{12}\text{C}^{16}\text{O}^{18}\text{O}$  i  $^{13}\text{C}^{16}\text{O}_2$  (McConnaughey 1989a, 1989b). Zbog toga izotopski lakše  $\text{CO}_2$  molekule alge preferentno hidroksiliraju i inkorporiraju u karbonate. Budući da većina biogenih karbonata precipitira brže u usporedbi s anorganskim karbonatima, njihova brza precipitacija sprječava daljnje uravnoteživanje između  $\text{HCO}_3^-$  i  $\text{H}_2\text{O}$  (Lee i Carpenter 2001). Clark i sur. (1992) osiromašenje s  $^{13}\text{C}$  objašnjavaju sporom hidroksilacijom  $^{13}\text{CO}_2$  koja se događa tijekom brze precipitacije karbonata. Nadalje, osiromašenje s  $^{18}\text{O}$  objašnjavaju reakcijom  $\text{CO}_2$  i  $\text{OH}^-$  gdje su  $\text{OH}^-$  ioni osiromašeni s  $^{18}\text{O}_2$  u odnosu na vodu. To objašnjava zašto biogeni karbonati imaju  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$  vrijednosti niže u odnosu na anorganske precipitate.

### 3.5. Utvrđivanje količine sedre

Količina sedre istaložene na uzorcima alge je određena na materijalu s kojeg je izolirana epifitska fauna. Nakon sušenja uzoraka pod infracrvenim svjetlom, materijal je sušen tijekom 4 sata na 104°C, vagan na analitičkoj vagi s preciznošću 0,1 mg te podvrgnut tretmanu s 16%-tnom solnom kiselinom u svrhu otapanja karbonatnih naslaga. Potom su uzorci ponovo sušeni i vagani te zatim žareni u mufolnoj peći na 400°C. Razlika između suhe tvari i žarenog ostatka predstavlja organsku tvar u uzorku.

### 3.6. Obrada podataka

#### 3.6.1. Statistička analiza podataka

Međusobna sličnost faune s obzirom na različite dubine uzorkovanja i različite dijelove talusa alge je testirana Cluster analizom u računalnom programu PRIMER 6 (Clarke i Gorley 2006). Kao mjera sličnosti korišten je Bray-Curtisov indeks:

$$B = 1 - \frac{\sum |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum (x_{ij} + x_{ik})}$$

B – Bray-Curtisov indeks

$x_{ij}$ ,  $x_{ik}$  – broj jedinki jedne vrste  $i$  u svakom uzorku ( $j, k$ )

Prednost korištenja ovog indeksa je u tome što vrste koje su slučajne ili jako rijetke u uzorcima jako malo doprinose njegovoj vrijednosti (Krebs 1989). Prije izračunavanja indeksa podaci su podvrgnuti logaritamskoj transformaciji  $\log(x+1)$  gdje  $x$  predstavlja originalan broj jedinki. Time se smanjila varijacija uzoraka, a ekstremne vrijednosti su se reducirale. Također, napravljen je SIMPROF test da bi se utvrdila statistička značajnost klasteriranja u dobivenom dendrogramu.

Kao mjera određivanja raznolikosti korišten je Shannon-Wienerov indeks:

$$H = - \sum \left( \frac{n_i}{N} \right) \log \left( \frac{n_i}{N} \right)$$

H = Shannon-Wienerov indeks raznolikosti

$n_i$  = brojnost vrste  $i$

N = ukupna brojnost svih vrsta

Sve daljnje statističke analize napravljene su u računalnom programu STATISTICA 9 (StatSoft 2010). Za analizu korelacije korišten je Pearsonov koeficijent korelacije. Količina fotosintetskih pigmenata je analizirana Newman-Keuls-ovim testom. Granična vrijednost p za sve testove je bila 0,05.

## 4. REZULTATI

### 4.1. Fizikalno-kemijski parametri i osvjetljenje

Rezultati analize fizikalno-kemijskih svojstava vode nalaze se u Tablici 1. Tijekom mjerenja na terenu nisu utvrđena odstupanja u praćenim parametrima vode oko gornjeg i donjeg dijela talusa te je uziman jedan uzorak za laboratorijsku analizu. Iznimka je bila koncentracija otopljenog kisika na dubini od 1 metra gdje je uz donji dio talusa izmjerena iznimno niska koncentracija (0,6 mg/l).

Rezultati mjerenja osvjetljenja pri različitim dubinama jezera Prošće (Tablica 2) su pokazali da se osvjetljenje smanjuje s dubinom.

Tablica 1. Fizikalno-kemijska svojstva vode na vertikalnom profilu istraživane postaje jezera Prošće.

Fizikalno-kemijski parametri	Dubina		
	1m	5m	10m
Temperatura vode (°C)	20,1	17,3	15,3
Otopljeni kisik (mg O <sub>2</sub> /l)	10,25	12,36	12,7
Postotno zasićenje s O <sub>2</sub> (%)	115,5	117,8	127,3
Alkalinitet (mval/l)	4,68	4,66	4,76
Ukupna tvrdoća (mg CaCO <sub>3</sub> /l)	234,07	242,08	243,9
pH-vrijednost	7,58	8,08	8,14
Konduktivitet (μS/cm)	414	423	436
KPK <sub>KMnO4</sub> (mg O <sub>2</sub> /l)	0,87	1,34	1,34
Orto-fosfati (mg P/l)	0,000	0,003	0,002
Amonijak (mg N/l)	0,049	0,039	0,027
Nitriti (mg N/l)	0,0060	0,0090	0,0040
Nitrati (mg N/l)	0,38	0,49	0,40

Tablica 2. Rezultati mjerenja osvjetljenja pri različitim dubinama u jezeru Prošće.

Dubina (m)	Intenzitet (lum/m <sup>2</sup> )
1	2,95
5	2,48
10	2,03

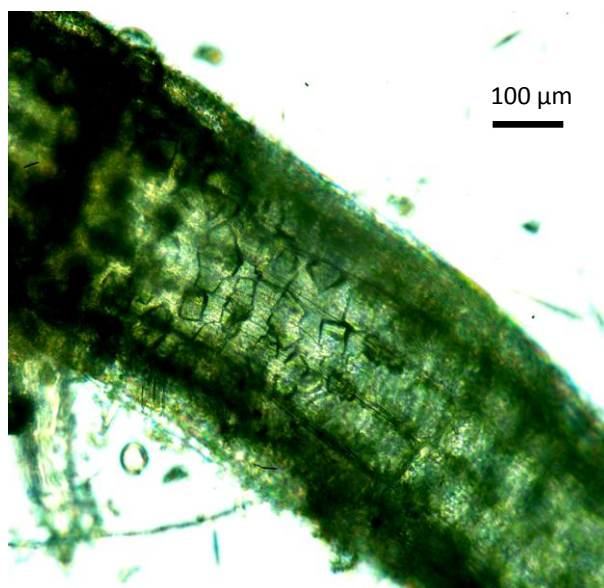
## 4.2. Organska tvar i karbonatne naslage na površini alge roda *Chara*

U ovom radu je utvrđeno da na istraživanoj postaji jezera Prošće na dubinama od 1 i 5 metara obitava vrsta *Chara rudis*, a na dubini od 10 metara nalazimo vrstu *Chara globularis* (Slika 5).

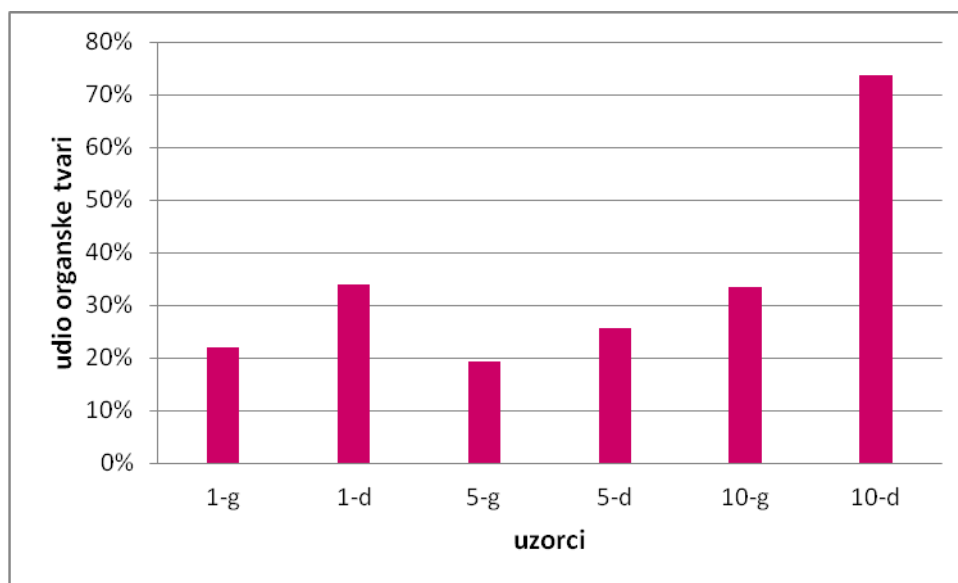
Rezultati analize udjela organske tvari u skupljenim uzorcima algi su prikazani na Slici 6. Analiziran je udio organske tvari u suhoj tvari uzorka. Ta mjera je pogodnija za analizu od apsolutne vrijednosti organske tvari jer pri uzorkovanju makroalge nije moguće uzeti uzorke koji bi bili usporedivi među dubinama. Iako je pri uzorkovanju zahvaćen isti volumen, uslijed razlika u arhitekturi talusa, uzorci se razlikuju u biomasi alge. Najveći udio organske tvari je zabilježen u uzorku donjeg dijela talusa alge pri dubini od 10 metara. Općenito, veći udio organske tvari je izmjeren u donjem u odnosu na gornji dio talusa alge na svim dubinama. Statistička usporedba provedena je samo za zbirne uzorke gornjeg i donjeg sloja te za zbirne uzorke pojedine dubine. Gornji i donji sloj se statistički značajno ne razlikuju u udjelu organske tvari (Kruskal-Wallis test  $H(1, N=12)=2,084$ ,  $p=0,1488$ ), a dubine se statistički značajno razlikuju (Kruskal-Wallis test  $H(2, N=12)=6,639$ ,  $p=0,0362$ ). Test multiple usporedbe ukazao je da se količina organske tvari statistički značajno razlikuje između 5 i 10 metara dubine ( $p=0,0324$ ).

Analizom udjela istaložene sedre na površini talusa alge utvrđeno je da najmanje karbonatnih naslaga ima na dubini od 10 metara (Slika 7). Kao i u slučaju organske tvari, ne postoji statistički značajna razlika između gornjeg i donjeg sloja u udjelu sedre ( $H(1, N=12)=0,412$ ,  $p=0,5211$ ), dok se dubine statistički značajno razlikuju (Kruskal-Wallis test  $H(2, N=12)=7,758$ ,  $p=0,0207$ ). Količina sedre istaložene na algi na 1 i 5 metara dubine se značajno ne razlikuje, a između 5 i 10 metara postoji statistički značajna razlika (test multiple usporedbe,  $p=0,0243$ ).

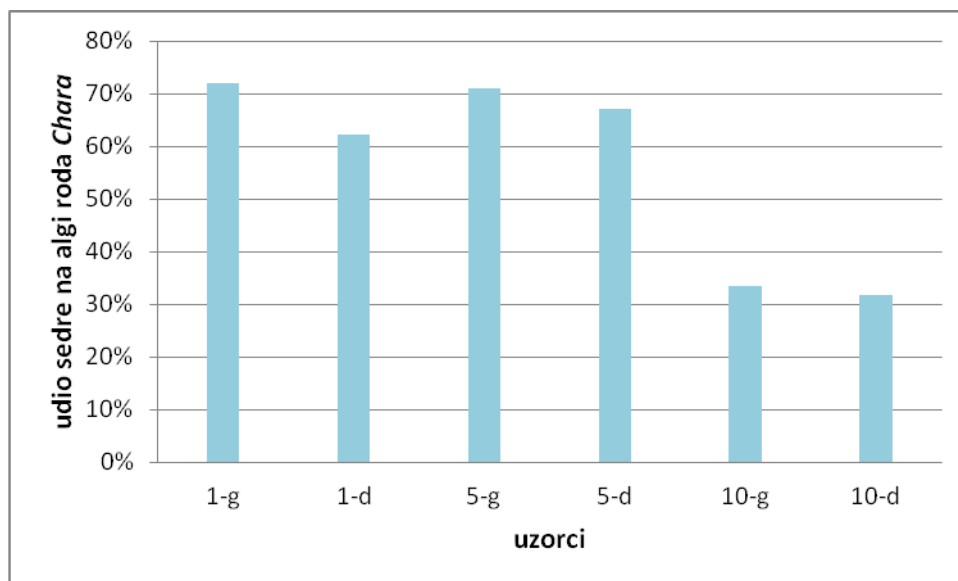




Slika 5. Kristalići kalcijevog karbonata na površini vrste *Chara globularis*.



Slika 6. Udio organske tvari u uzorcima alge roda *Chara* pri različitim dubinama jezera Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.



Slika 7. Udio sedre u uzorcima alge roda *Chara* pri različitim dubinama jezera Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Parametrijska analiza je pokazala da postoji statistički značajna negativna korelacija između udjela istaložene sedre i udjela organske tvari na algi roda *Chara* ( $r=-0,69$ ;  $p=0,013$ ). Također, udio karbonatnog taloga je pokazao statistički značajnu korelaciju s mjerenim osvjetljenjem ( $r=0,82$ ;  $p=0,045$ ).

#### 4.3. Izotopska analiza karbonatnih naslaga na algi *Chara* spp.

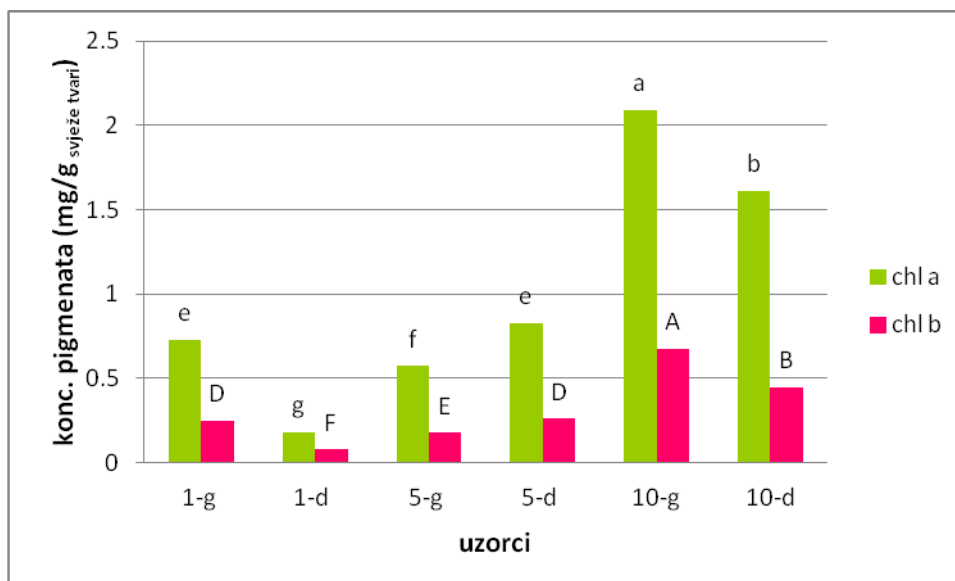
Rezultati analize izotopa  $^{13}\text{C}$  i  $^{18}\text{O}$  karbonatnih naslaga na talusu alge roda *Chara* su prikazani u Tablici 3. Rezultati su dobiveni samo za 3 od 6 uzoraka zbog problema s pripremom uzoraka za analizu. Naime, na pripremljenim uzorcima nije bilo dovoljno taloga za analizu. Rezultati pokazuju da su u slučaju oba izotopa vrijednosti  $\delta$  izrazito negativne i nema značajnih razlika između samih uzoraka.

Tablica 3. Izotopska analiza taloga sedre na talusu alge *Chara* u jezeru Prošće.  $2\sigma$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) i  $2\sigma$  ( $\delta^{18}\text{O}$ ) predstavljaju standardnu devijaciju uzoraka u odnosu na standard NBS-19. 1 i 5 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

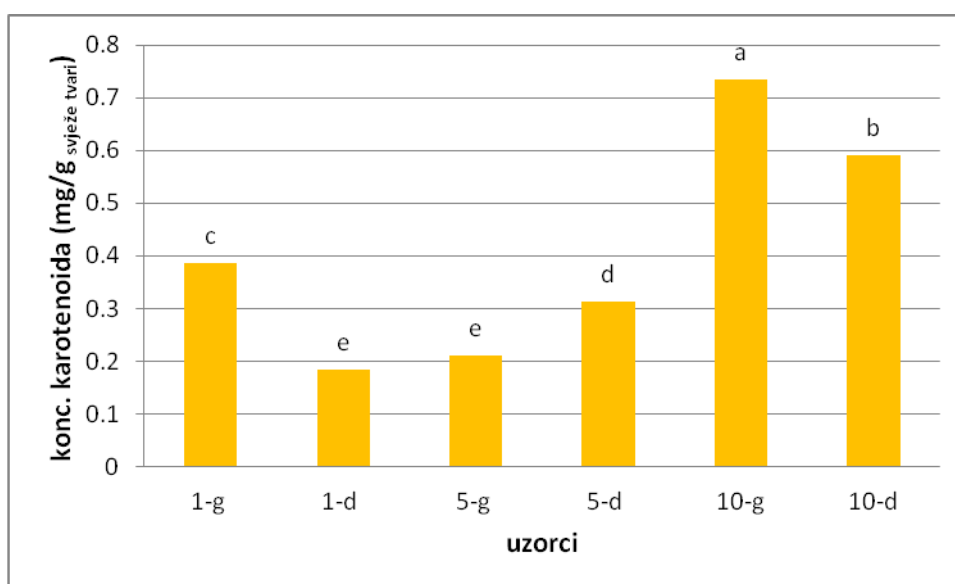
Uzorak	$\delta^{13}\text{C}$	$2\sigma$ ( $\delta^{13}\text{C}$ )	$\delta^{18}\text{O}$	$2\sigma$ ( $\delta^{18}\text{O}$ )
1-d	<b>-6,34</b>	0,04	<b>-11,57</b>	0,12
1-g	<b>-7,39</b>	0,04	<b>-10,97</b>	0,12
5-d	<b>-7,29</b>	0,04	<b>-10,92</b>	0,12

#### 4.4. Fotosintetski pigmenti

Promjene količine fotosintetskih pigmenata na različitim dijelovima talusa na vertikalnom profilu jezera Prošće su prikazane na Slici 8 i Slici 9 te u Tablici 4. Valja napomenuti da su u tim prikazima konačni rezultati spektrofotometrijske analize (Tablica 5) korigirani s obzirom na udio istaložene sedre. Najveća koncentracija fotosintetskih pigmenata je zabilježena na dubini od 10 metara na gornjem dijelu talusa, a najmanja na donjem dijelu talusa pri dubini od 1 metra. Rezultati parametrijske analize (Tablica 6) su pokazali da postoji statistički značajna korelacija između klorofila *a* i *b* te udjela sedre, dubine uzorkovanja i osvjetljenja. U slučaju karotenoida, statistički značajna korelacija je uočena samo s udjelom sedre.



Slika 8. Količine klorofila *a* i *b* u alge roda *Chara* na vertikalnom profilu jezera Prošće. Stupići označeni različitim slovima predstavljaju statistički značajno različite rezultate. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.



Slika 9. Količine karotenoida u alge roda *Chara* na vertikalnom profilu jezera Prošće. Stupići označeni različitim slovima predstavljaju statistički značajno različite rezultate. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Tablica 4. Omjeri količine pigmenata klorofila *a* i *b* te karotenoida u talusu alge roda *Chara* u jezeru Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Uzorci	Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	Chl <i>a</i> /car
1-g	2,92	1,88
1-d	2,37	0,98
5-g	3,25	2,71
5-d	3,19	2,64
10-g	3,09	2,85
10-d	3,61	2,72

Tablica 5. Koncentracije fotosintetskih pigmenata izražene u mg/g svježe tvari alge roda *Chara* na vertikalnom profilu jezera Prošće. Rezultati spektrofotometrijske analize. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Uzorci	chl <i>a</i>	chl <i>b</i>	car
1-g	0,728	0,250	0,387
1-d	0,182	0,077	0,185
5-g	0,571	0,176	0,211
5-d	0,829	0,260	0,314
10-g	2,093	0,677	0,734
10-d	1,609	0,446	0,592

Tablica 6. Pearsonovi koeficijenti korelacije između količine pigmenata i okolišnih čimbenika u jezeru Prošće.

	% sedre	dubina	osvjetljenje (log lum/m <sup>2</sup> )
<b>klorofil <i>a</i></b>	r=-0,865 p= 0,026	r=0,898 p=0,015	r=-0,875 p=0,022
<b>klorofil <i>b</i></b>	r=-0,827 p=0,042	r=0,848 p=0,033	r=-0,823 p=0,044
<b>karotenoidi</b>	r=-0,863 p=0,027	r=0,803 p=0,054	r=-0,766 p=0,076

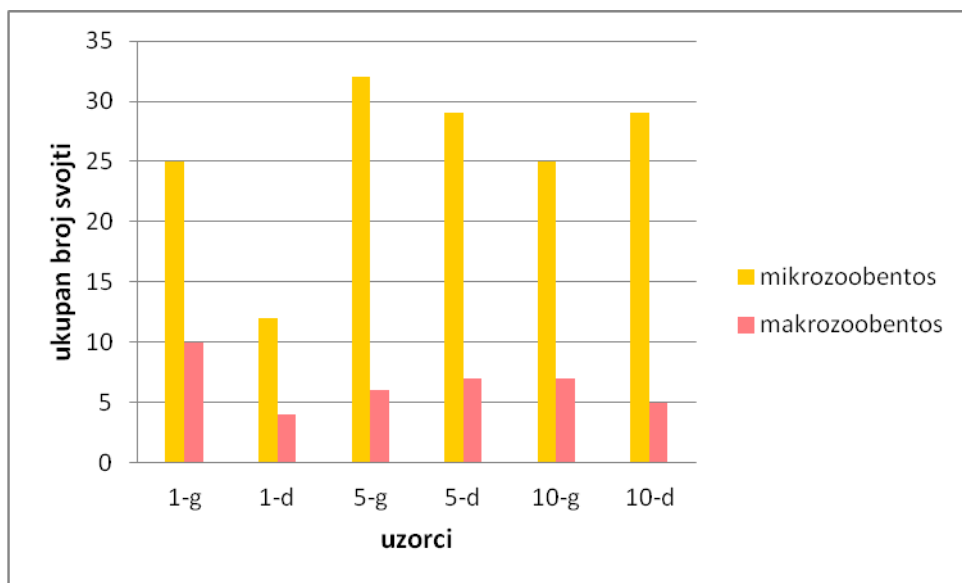
## 4.5. Sastav faune na algama *Chara rudis* i *Chara globularis*

### 4.5.1. Komponenta makrozoobentosa

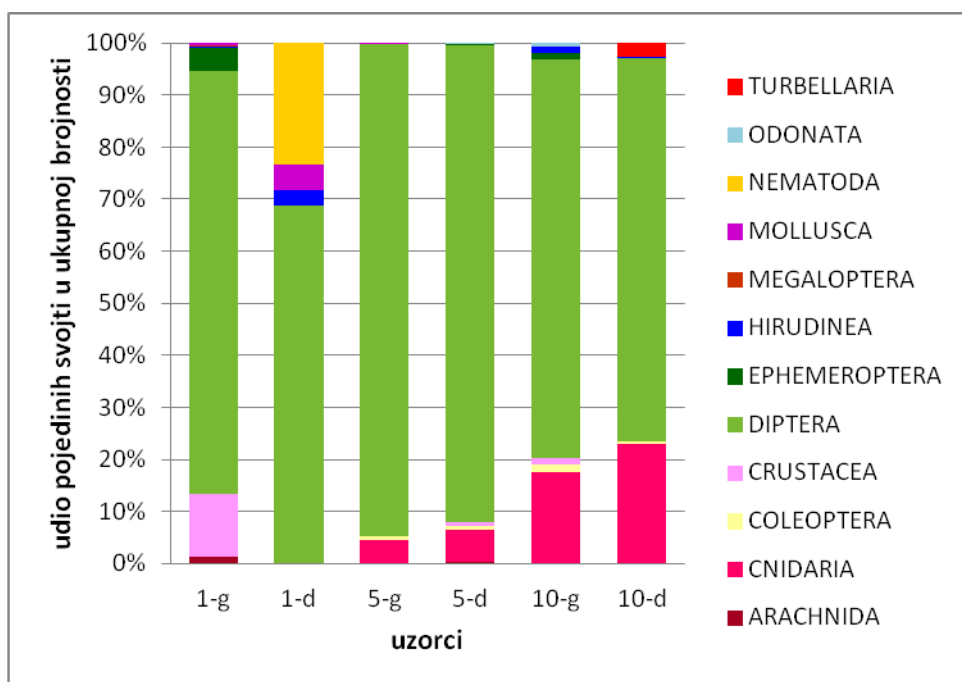
Popis svojti makrozoobentosa koje su identificirane na algi roda *Chara* pri različitim dubinama jezera Prošće se nalazi u Tablici 7. Sveukupno je zabilježeno 17 svojti makrozoobentosa. Na Slici 9 je prikazana promjena ukupnog broja svojti na gornjem i donjem dijelu talusa alge na vertikalnom profilu jezera Prošće. Najveći broj svojti je zabilježen na gornjem dijelu talusa na dubini od 1 metra, a najmanji na donjem dijelu talusa pri istoj dubini. Najzastupljenija svojta u svim uzorcima su kukci reda Diptera s više od 50% udjela u ukupnoj brojnosti (Slika 11). Nematoda (23%) su zabilježeni jedino na donjem dijelu talusa pri dubini od 1 metra, a Mollusca u istom uzorku dolaze s udjelom od 6% što je općenito najveća vrijednost zabilježena za tu svojtu. Ephemeroptera (5%) i Crustacea (12%) u značajnijem udjelu dolaze na gornjem dijelu talusa na dubini od 1 metra, dok je svojta Turbellaria zabilježena samo na donjem dijelu talusa pri dubini od 10 metara. Također, valja spomenuti da je zabilježeno da se brojnost Cnidaria, točnije vrste *Pelmatohydra oligactis* (Pallas, 1776), povećava s dubinom. Rezultati analize sličnosti sastava faune makrozoobentosa ovisno o dijelu talusa i dubini uzorkovanja su prikazani na Slici 12. Statistički najznačajnije grupiranje su pokazali uzorci skupljeni na 5 metara dubine, dok je sastav faune makrozoobentosa donjeg talusa pri dubini od 1 metra pokazao najmanju sličnost s ostalim uzorcima. Promjene ukupne brojnosti organizama makrozoobentosa ovisno o vertikalnom profilu jezera Prošće (Slika 13) se po maksimalnim i minimalnim vrijednostima poklapaju s rezultatima za broj svojti (Slika 10). Što se same raznolikosti tiče, Shannon-Wienerov indeks je pokazao najviše vrijednosti za sastav makrozoobentosa na 1 metar dubine, a najmanji za faunu zabilježenu na 5 metara dubine (Tablica 3).

Tablica 2. Sastav zajednice makrozoobentosa na algi roda *Chara* pri različitim dubinama jezera Prošće. Brojnost je prikazana kao broj jedinki na gram suhe tvari alge. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Svojta	Uzorci					
	1-g	1-d	5-g	5-d	10-g	10-d
TURBELLARIA						1,081
CNIDARIA						
<i>Pelmatohydra oligactis</i>			1,475	1,858	4,196	9,511
MOLLUSCA						
<i>Bithynia tentaculata</i>	0,265		0,040			
<i>Pisidium</i> sp.		0,020				
HIRUDINEA	0,024	0,011			0,289	0,153
ARACHNIDA	0,625			0,066		
CRUSTACEA						
Cladocera	4,899			0,264		
Copepoda	0,834				0,316	
EPHEMEROPTERA						
<i>Baetis</i> sp.	1,844					
<i>Caenis horaria</i>	0,313		0,040	0,104	0,316	
ODONATA						
<i>Coenagrion pulchellum</i>				0,066		
<i>Ischnura elegans</i>					0,158	
COLEOPTERA						
lar. <i>Haliphus</i> sp.			0,233	0,207	0,316	0,153
MEGALOPTERA						
<i>Sialis sordida</i>	0,104					
DIPTERA						
Ceratopogonidae	7,917		0,077			
Chironomidae	30,324	0,274	30,836	27,073	18,136	30,286
NEMATODA		0,093				
Ukupno	47,149	0,398	32,700	29,638	23,728	41,185

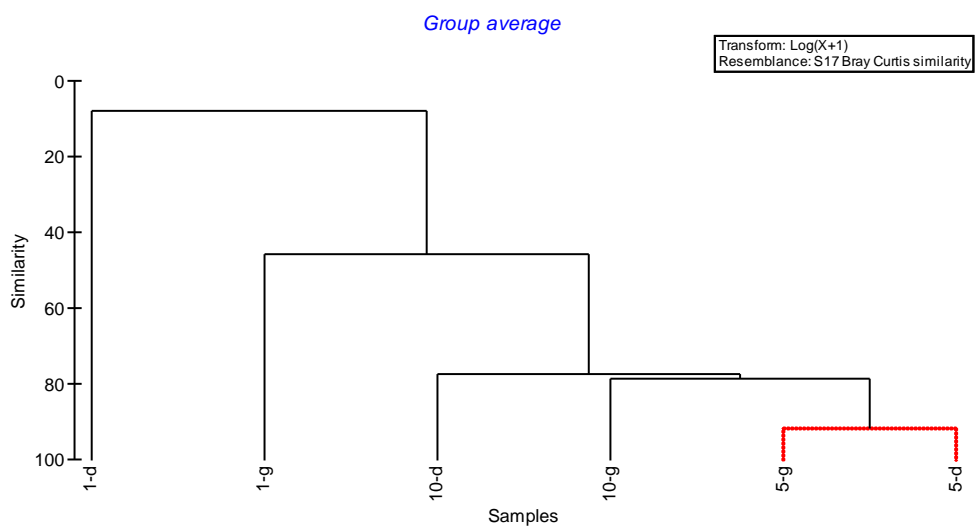


Slika 10. Raspodjela ukupnog broja svojti na gornjem i donjem dijelu talusa alge *Chara* spp. na vertikalnom profilu jezera Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

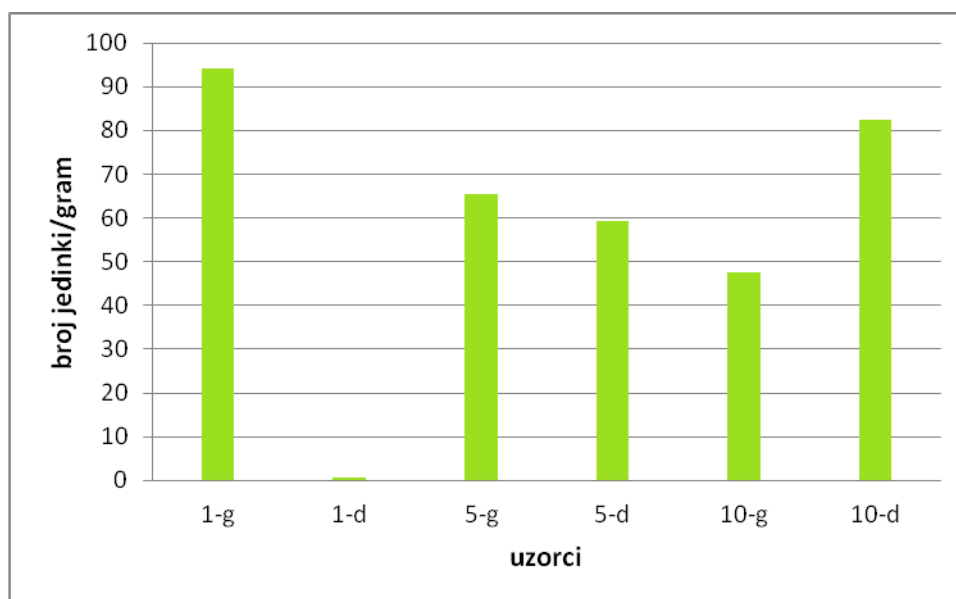


Slika 11. Udio pojedinih svojti makrozoobentosa u različitim uzorcima alge roda *Chara* u jezeru Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.





Slika 12. Analiza sličnosti sastava faune makrozoobentosa na algi roda *Chara* u jezeru Prošće. Crvena boja označava statistički značajno klasteriranje u dendrogramu. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.



Slika 13. Promjena ukupne brojnosti organizama makrozoobentosa na algi roda *Chara* s dubinom jezera Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Tablica 8. Shannon-Wienerov indeks raznolikosti (nits/jed) u uzorcima makrozoobentosa alge roda *Chara* u jezeru Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Uzorci	Shannon-Wienerov indeks (nits/jed)
1-g	1,154
1-d	0,849
5-g	0,261
5-d	0,380
10-g	0,772
10-d	0,702

#### 4.5.2. Komponenta mikrozoobentosa

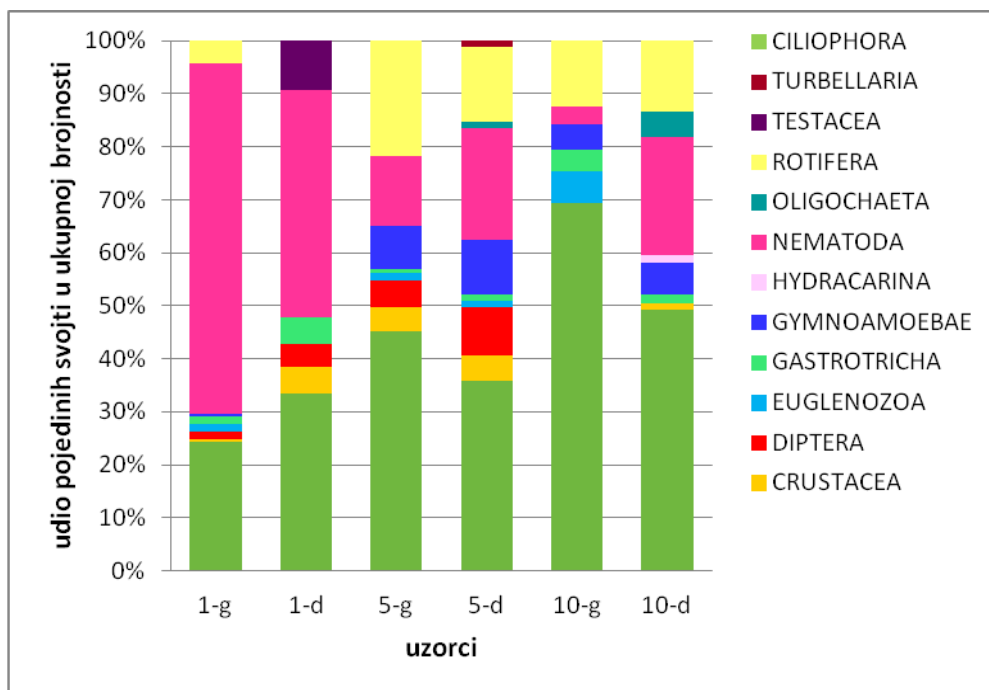
U Tablici 9 je prikazan popis svojti mikrozoobentosa zabilježenih na algi roda *Chara* u jezeru Prošće. Zabilježene su 64 svojte, a promjena broja svojti na vertikalnom profilu jezera Prošće je prikazana na Slici 10. Najveći broj svojti je zabilježen na gornjem dijelu talusa na dubini od 5 metara, dok je najmanji broj, kao i u slučaju makrozoobentosa, zabilježen na donjem dijelu talusa na dubini od 1 metra. Zastupljenost pojedinih svojti u mikrozoobentosu je prikazana na Slici 14. U svim slučajevima, osim na 1 metar dubine gdje prevladavaju Nematoda (68% gornji, 43% donji dio talusa), dominiraju Ciliophora. Na 5 i 10 metara dubine se uz već navedene organizme izdvajaju svojte Gymnoamoebae te Rotifera čiji udio u brojnosti na gornjem dijelu talusa na dubini od 5 metara doseže 22%. Testacea (9%) su zabilježeni samo na donjem dijelu talusa pri dubini od 1 metar, dok su Diptera i Crustacea u značajnijem udjelu zabilježeni na 5 metara dubine te na donjem dijelu talusa pri 1 metar dubine. Također, Euglenozoa su sa svojim najvećem udjelom od 6% zabilježeni na gornjem dijelu talusa na 10 metara dubine. Rezultati analize sličnosti faune mikrozoobentosa ovisno o dijelu talusa i dubini uzorkovanja su pokazali da su uzorci mikrozoobentosa s 10 metara dubine statistički najbliži (Slika 15). Nadalje, sastav faune mikrozoobentosa donjeg talusa pri dubini od 1 metra je pokazao najmanju sličnost s ostalim uzorcima kao i u slučaju faune makrozoobentosa. Što se tiče rezultata brojnosti organizama, najveće vrijednosti u fauni mikrozoobentosa su zabilježene na 10 metara dubine i to na gornjem dijelu talusa, dok su najmanje vrijednosti zabilježene na 1 metar dubine na donjem dijelu talusa (Slika 16).

Tablica 9. Sastav zajednice mikrozoobentosa na algi roda *Chara* pri različitim dubinama jezera Prošće. Brojnost je prikazana kao broj jedinki na gram suhe tvari alge. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

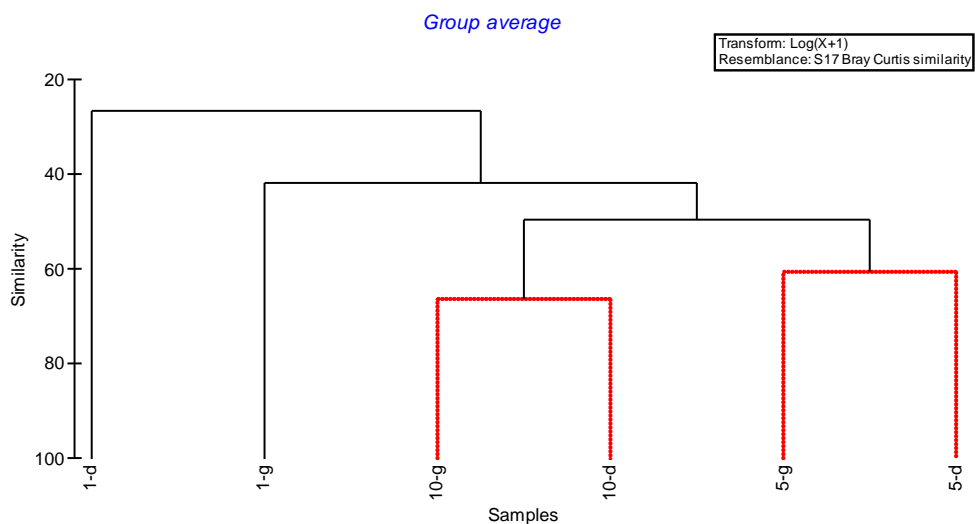
Svojta	Uzorci					
	1-g	1-d	5-g	5-d	10-g	10-d
EUGLENOZOA						
<i>Euglena</i> sp.	32,5		37,9	22,7	533,3	
GYMNOAMOEBAE						
<i>Mayorella</i> sp.	12,5		213,7	175,7	266,7	209,6
<i>Penardia mutabilis</i>				22,7		
<i>Thecamoeba</i> sp.						73,5
<i>Vahlkampfia limax</i>					166,7	
TESTACEA						
<i>Euglypha</i> sp.		28,9				
<i>Arcella gibbosa</i>		31,6				
Incertae sedis RHIZARIA						
<i>Gromia</i> sp.	24,9		113,6		200,0	136,0
CILIOPHORA						
<i>Acinertia</i> sp.						73,5
<i>Aspidisca lynceus</i>			21,4		166,7	136,0
<i>Balladyna</i> sp.	12,5					
<i>Bursaridium pseudobursaria</i>			37,9	22,7	733,3	62,5
<i>Chilodonella uncinata</i>			21,4			
<i>Chlamydonelopsis plurivacuolata</i>	12,5		398,2	22,7		
<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	69,9			22,7	100,0	62,5
<i>Coleps hirtus</i>				26,9	166,7	73,5
<i>Cyclidium</i> sp.						147,1
<i>Dexiotricha granulosa</i>		63,3			166,7	187,5
<i>Dileptus margaritifer</i>				22,7		
<i>Euplotes affinis</i>	12,5		85,5	22,7	266,7	334,6
<i>Euplotes patella</i>					100,0	
<i>Frontonia acuminata</i>			37,9			
<i>Halteria grandinella</i>	32,5		42,7			
<i>Holophrya</i> sp.	102,3	31,6	37,9	22,7	266,7	73,5
<i>Holosticha</i> sp.	32,5					
<i>Lacrimaria olor</i>			59,2			
<i>Lembadion lucens</i>			59,2	113,6	100,0	147,1
<i>Litonotus cygnus</i>			21,4			73,5
<i>Litonotus</i> sp.				26,9		
<i>Loxodes</i> sp.	32,5					
<i>Metopus</i> sp.		31,6				

Tablica 4. Nastavak.

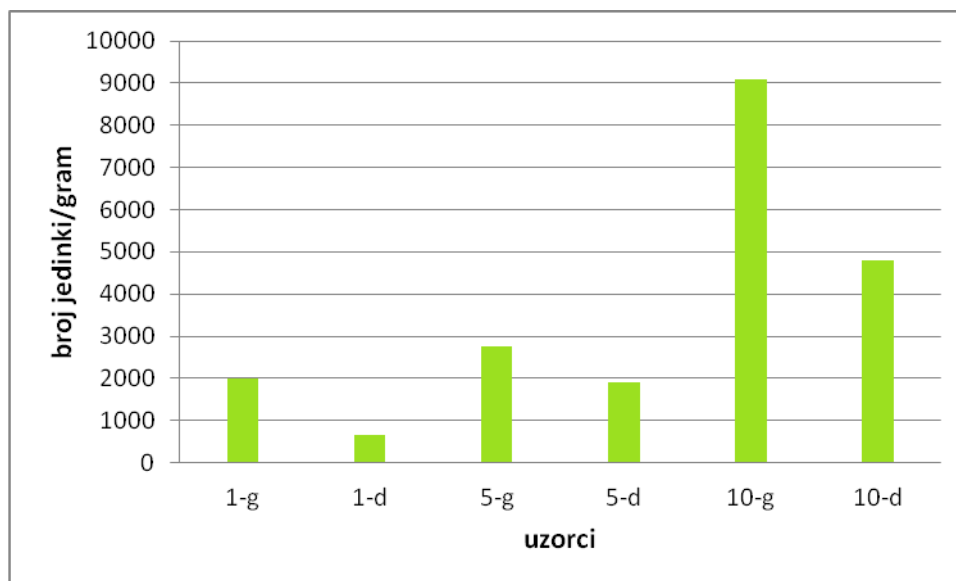
Svojta	Uzorci					
	1-g	1-d	5-g	5-d	10-g	10-d
<i>Oxytrichidae</i>						73,5
<i>Paramecium bursaria</i>			42,7	49,6		
<i>Placus</i> sp.				22,7		
<i>Platyophrya vorax</i>			37,9	49,6		
<i>Pleuronema crassum</i>			102,0		200,0	419,1
<i>Stentor multiformis</i>					266,7	
<i>Stentor niger</i>	24,9					73,5
<i>Stichotricha secunda</i>	24,9		59,2	22,7		
<i>Thuricola folliculata</i>					100,0	
<i>Urocentrum turbo</i>		31,6				
<i>Uroleptus gallina</i>	12,5					
<i>Uroleptus piscis</i>	64,9					
<i>Urostyla grandis</i>	12,5					
<i>Vorticella campanula</i>		28,9	106,8	212,9	2666,7	283,1
<i>Vorticella marginata</i>			21,4			
<i>Vorticella microstoma</i>				22,7	766,7	73,5
TURBELLARIA				22,7		
GASTROTRICHA	24,9	31,6	21,4	22,7	366,7	73,5
NEMATODA	1304,5	276,6	348,7	401,0	300,0	1036,8
ROTIFERA						
Bdelloidea	12,5		113,6		600,0	62,5
<i>Cephalodella</i> sp.	24,9		144,7	95,1	200,0	283,1
<i>Colurella uncinata</i>	32,5	28,9			100,0	
<i>Keratella</i> sp.	32,5		21,4		100,0	73,5
<i>Lepadella</i> sp.				26,9		
<i>Scaridium longicaudum</i>			21,4	49,6		
<i>Taphrocampa annulosa</i>			235,0	22,7		73,5
OLIGOCHAETA				22,7		220,6
CRUSTACEA						
Cladocera	12,5		42,7			
Copepoda			37,9			62,5
Ostracoda		31,6	37,9	90,9		
HYDRACARINA						62,5
DIPTERA						
Chironomidae	24,9	28,9	135,0	171,6		
Ukupno	1998,3	645,4	2755,4	1903,5	9100,0	4797,8



Slika 14. Udio pojedinih svojti mikrozoobentosa u različitim uzorcima alge roda *Chara* u jezeru Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.



Slika 15. Analiza sličnosti sastava faune mikrozoobentosa na algi roda *Chara* u jezeru Prošće. Crvena boja označava statistički značajno klasteriranje u dendrogramu. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.



Slika 16. Promjena ukupne brojnosti organizama mikrozoobentosa na algi roda *Chara* s dubinom jezera Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Shannon-Wienerov indeks je pokazao veću raznolikost faune mikrozoobentosa u odnosu na makrozoobentos. Najveću raznolikost je pokazao sastav mikrozoobentosa na gornjem dijelu talusa na 5 metara dubine i zajednica mikrozoobentosa na donjem dijelu talusa na 10 metara dubine (Tablica 10). Najmanja raznolikost je zabilježena na 1 metar dubine.

Tablica 10. Shannon-Wienerov indeks raznolikosti (nits/jed) u uzorcima mikrozoobentosa alge roda *Chara* u jezeru Prošće. 1, 5 i 10 - dubina jezera u metrima; g - gornji dio talusa; d - donji dio talusa.

Uzorci	Shannon-Wienerov indeks (nits/jed)
1-g	1,674
1-d	2,034
5-g	3,047
5-d	2,856
10-g	2,698
10-d	2,973

### 4.5.3. Utjecaj abiotičkih čimbenika na faunu makro- i mikrozoobentosa

Utvrđena je statistički značajna korelacija između ukupne brojnosti organizama i udjela istaložene sedre na površini alge roda *Chara*, ali to nije uočeno za brojnost organizama i udio organske tvari (Tablica 11). Analizom odnosa korelacije između pojedinih svojti makro- i mikrozoobentosa te udjela istaložene sedre i udjela organske tvari na algi roda *Chara*, uočeno je da je većina organizama pozitivno korelirana s udjelom organske tvari. Pritom su statistički značajni rezultati uočeni za vrste *Pelmatohydra oligactis* ( $r=0,699$ ;  $p=0,011$ ) i *Euplotes affinis* (Dujardin, 1841) ( $r=0,748$ ;  $p=0,005$ ). Što se tiče sedre, pojedine svojte su pokazale različite rezultate, a ističe se statistički značajna negativna korelacija za vrstu *Pelmatohydra oligactis* ( $r=-0,832$ ;  $p=0,001$ ).

Tablica 11. Pearsonov koeficijent korelacije ukupne brojnosti organizama makro- i mikrozoobentosa jezera Prošće izražena po gramu suhe tvari alge roda *Chara* u odnosu na postotak istaložene sedre na površini alge i udjela organske tvari.

	% sedre	% organske tvari
<b>brojnost organizama</b>	$r=-0,70$ $p=0,017$	$r=0,16$ $p=0,64$

## 5. RASPRAVA

Baražni kompleks Plitvičkih jezera rezultat je sinergističkog djelovanja brojnih bioloških, kemijskih i geoloških procesa. Stoga, valja imati u vidu da se kemizam vode jezera prožimlje s brojnim drugim čimbenicima što utječe na krajnji rezultat. Generalno gledajući, rezultati fizikalno-kemijske analize vode ne odstupaju značajno u usporedbi s dosadašnjim istraživanjima (Kempe i Emeis 1985, Srdoč i sur. 1985). Na vertikalnom profilu jezera Prošće je zabilježen pad koncentracije vodikovih iona izražen kroz pH vrijednost. Takav rezultat je vezan uz gubitak CO<sub>2</sub> koji je izraženiji u gornjim slojevima vode zbog fotosinteze i evaporacije (Srdoč i sur. 1985). U prilog tome idu i vrijednosti konduktiviteta i ukupne tvrdoće te temperature vode. Naime, konduktivitet se kao mjera koncentracije kalcijevih iona (Drysedale i sur. 2002) koristi kao indikator intenziteta osedranja (Chen i sur. 2004, Liu i sur. 2006). Budući da se njegove vrijednosti smanjuju sa smanjenjem dubine, osedranje je najizraženije pri površini jezera gdje je, shodno tome, najveći gubitak CO<sub>2</sub>. Nadalje, dosadašnja istraživanja impliciraju da alga *Chara* spp. upravo zbog biomineralizacije može sniziti koncentraciju kalcijevih iona u okolnoj vodi (npr. Pentecost 1984). Ako je njezina biomineralizacijska i fotosintetska aktivnost izraženija pri manjim dubinama gdje je veće osvjetljenje, što se i djelomično pokazalo u ovom istraživanju, onda postoji mogućnost da je *Chara* povezana s opaženim opadanjem vrijednosti konduktiviteta pri manjim dubinama. S druge strane, temperatura vode pokazuje hod suprotan konduktivitetu. Viša temperatura pri manjim dubinama ubrzava kemijske i biološke procese, a time i osedranje (Srdoč i sur. 1985). Drysdale i sur. (2003) su pokazali da je difuzija CO<sub>2</sub> iz vode zasićene kalcijevim karbonatom direktno povezana s promjenama temperature vode. Nadalje, koeficijent topljivosti je obrnuto proporcionalan temperaturi, stoga ne čudi da zasićenost vode kisikom raste na vertikalnom profilu jezera. To je djelomično uvjetovano i biološkim procesima. No, izrazita anoksija zabilježena pri donjem dijelu talusa alge na 1 metar dubine je iznenađujući rezultat. Vrlo je vjerojatno da je uzrok tome intenzivna bakterijska razgradnja odumrlih fito- i zooplanktonskih organizama, no za donošenje pravih zaključaka su ipak potrebna daljnja istraživanja sedimenta i kemizma vode.

Fizikalno-kemijska analiza vode je ukazala na jače osedranje pri manjim dubinama jezera Prošće, a analizom količine istaložene sedre na algi roda *Chara* je to i potvrđeno. No, istraživanje je provedeno na dvije vrste roda *Chara* stoga ne treba zaboraviti da je ekologija



organizama u ovome slučaju od velike važnosti. Nažalost, generalna istraživanja ovih algi u pogledu količine inkrustriranosti tkiva nisu napravljena budući da to značajno varira unutar jedne vrste ovisno o ekologiji sustava u kojem organizam obitava (npr. Coletta i sur. 2001, Schubert i Blindow 2003). Između udjela istaložene sedre i postotka organske tvari je uočena značajna negativna korelacija koja se može objasniti s kemijskog aspekta. Naime, čestice organske tvari djeluju kao precipitacijski inhibitori rasta kristala kalcita (Paquette i sur. 1995, Lebron i Suarez 1996) pa je krajnji rezultat toga smanjeno osedranje u slučaju povećane količine organske tvari. Na talusu alge *Chara* spp. organska tvar se nešto pojačano sedimentira u donjem dijelu (npr. Marklund i sur. 2001) dok je osedranje izraženije na gornjem dijelu talusa. No, valja imati na umu da je osedranje na algi *Chara* spp. dirigirano prvenstveno biomineralizacijom i fotosintezom, procesima koji se odvijaju uglavnom na mladim izdancima u gornjem dijelu talusa (Andrews i sur. 1984, Lee i Carpenter 2001, Coletta i sur. 2001). U prilog toj činjenici idu i rezultati izotopske analize taloga. Izrazito negativne vrijednosti  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$  ukazuju na sedru koja je isključivo rezultat bioloških procesa (npr. Hammarlund i sur. 1997, Von Grafenstein i sur. 2000). Neka od dosadašnjih istraživanja izotopa taloga na algi roda *Chara* u različitim ekosustavima su došla do istog zaključka (npr. Coletta i sur. 2001, Pentecost i sur. 2006). Pokazalo se da izotopski sastav taloga alge *Chara* spp. varira ovisno o vrsti, podneblju i ekosustavu (Coletta i sur. 2001, Lee i Carpenter 2001). Zato ne čudi da su u istraživanju Coletta i sur. (2001) izotopske vrijednosti za talog na vrsti *Chara globularis* -7,30 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) i -7,83 ( $\delta^{18}\text{O}$ ). Također, za vrstu *Chara rudis* su Peřechaty i sur. (2010) odredili vrijednosti -4,3 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) i -4,34 ( $\delta^{18}\text{O}$ ) koje se značajno razlikuju od izotopskih vrijednosti u ovom istraživanju. U oba slućaja je rijeć o drugaćijim podnebljima i ekosustavima u odnosu na Plitvićka jezera. Nadalje, izotopske vrijednosti se u slućaju alge roda *Chara* znaćajno mijenjaju ovisno o godišnjim dobima (npr. Coletta i sur. 2001, Pentecost i sur. 2006, Peřechaty i sur. 2010). Za vrijeme intenzivnog rasta alge koje se uglavnom odvija od sredine proljeća do sredine ljeta je zabilježeno najjaće osedranje talusa kao i najjaća fotosintetska aktivnost (npr. Pentecost i sur. 2006). U tom periodu su zabilježene i najnegativnije vrijednosti  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$  taloga (Coletta i sur. 2001, Pentecost i sur. 2006) budući da organizmi tijekom fotosinteze preferentno koriste  $^{12}\text{C}$  zbog ćega vrijednost  $\delta^{13}\text{C}$  postaje negativnija (Murray 1991). Stoga, moćemo zakljućiti da ove izotopske vrijednosti reflektiraju mikrokolišne metabolićke efekte koji se odvijaju u blizini mjesta kalcifikacije (npr. Andrews i sur. 2004). Iako *Chara* spp. posjeduje ionske pumpe specifićne za proces biomineralizacije

(McConnaughey 1991, McConnaughey i Falk 1991, McConnaughey i Whelan 1997, McConnaughey 1998), treba uzeti u obzir i druge organizme koji se nalaze u neposrednoj blizini talusa. Naime, fotosintetska aktivnost vodenih organizama zbog potrošnje CO<sub>2</sub> pomiče karbonatno-bikarbonatnu ravnotežu ka taloženju karbonata. Istraživanja Horvatinčić i sur. (2003) su pokazala da je sedra u sedimentu jezera Prošće biogenog porijekla, odnosno, da je upravo fotosinteza ključan faktor u formiranju sedre u jezeru Prošće. Ipak, pojedine vrste roda *Chara* su pokazale da postoji gradijent smanjenja negativne vrijednosti  $\delta^{13}\text{C}$  taloga od vrha talusa naniže (Coletta i sur. 2001). Točnije, na samom apikalnom dijelu talusa gdje se odvija rast i najintenzivnija fotosinteza (Andrews i sur. 1984), talog sedre je pokazao najnegativnije izotopske vrijednosti. Takvi rezultati idu u prilog činjenici da je sama alga najvažniji faktor stvaranja sedre na njenom talusu. No, da li i kakvu ulogu u tome igraju organizmi koji ju koriste kao stanište za sada nije poznato.

Prema Peřechaty i sur. (2010) osvjetljenje je jedan od najvažnijih faktora koji određuju fotosintetsku aktivnost algi roda *Chara*. Ta fotosintetska aktivnost je povezana sa sastavom fotosintetskih pigmenata. Naime, predstavnici Charophyta, kao i brojni drugi autotrofni organizmi, posjeduju mehanizme kojima moduliraju fotosintetsku učinkovitost i mijenjaju udjele pojedinih fotosintetskih pigmenata kako bi se prilagodili osvjetljenju na staništu (Küster i sur. 2000, Figueroa i Gomez 2001). Većina tih adaptacija se odnosi na kretanje kloroplasta na način da se ti organeli kreću ka osvjetljenom dijelu stanice u slučaju slabog osvjetljenja, odnosno, sklanjaju se od svijetla u slučaju prejakog zračenja (Barko i Smart 1981, Lechowski i Bialczyk 1992, Kagawa i Wada 2002). No, u slučaju Charophyta je uočeno da je isključivo promjena koncentracije pigmenata Charophyta fiziološka adaptacija na uvjete različitog osvjetljenja (Schagerl i Pichler 2000). Schneider i sur. (2006) su uočili da u slučaju algi *Chara* spp. u uvjetima previsokog zračenja dolazi do smanjenja količine klorofila *a* i sniženja omjera klorofil *a* : karotenoidi. Do sličnog zaključka su došli i Blindow i sur. (2003). Manja količina klorofila smanjuje apsorpciju svjetlosti čime se reduciraju potencijalni štetni učinci zračenja (Havaux i Tardy 1999). U ovom istraživanju je uočeno da postoji gradijent smanjenja omjera klorofil *a* : klorofil *b* i omjera klorofil *a* : karotenoidi sa smanjenjem dubine, odnosno s povećanjem osvjetljenja. Naime, omjer klorofil *a* : klorofil *b* implicira na relativnu veličinu molekularnog kompleksa LHC (light harvesting complex) koji se nalazi u sustavu fotosistema (Wilhelm 1999). Fotosistem je transmembranski protein koji sadržava kompleks proteina i pigmenata koji služe kao antene za primanje svjetlosne energije

(Wilhelm 1999). Uočeno smanjenje spomenutog omjera uslijed pojačanog zračenja kod vrste *Chara rudis*, znači prilagodbu veličine LHC kompleksa kako bi organizam što efikasnije iskorištavao svjetlost uz minimalne štetne učinke (Blindow i sur. 2003). Također, karotenoidi sprječavaju fotooksidativna oštećenja te štite fotosintetski aparat od previsokog zračenja (Goodwin 1988, Sagert i Schubert 2000, Schagerl i Pichler 2000). Stoga, smanjenje omjera klorofil *a* : karotenoidi, koje je uočeno pri jačem osvjetljenju, implicira na povećanje kapaciteta zaštite od zračenja u vrste *Chara rudis*. Navedeni znakovi fotoaklimacije su uočeni i u istraživanju Schagerl i Pichler (2000). S druge strane, ako vrijednosti oba omjera koncentracija pigmenata vrste *Chara globularis* s dubine od 10 metara usporedimo s onima iz rada Schagerl i Pichler (2000) za dubinu od 1 metar, možemo također zaključiti da je i *Chara globularis* podložna fotoaklimaciji. Općenito, u slučaju jedinki različitih vrsta roda *Chara* ne postoje specifične razlike u koncentraciji pigmenata, no u uvjetima adaptacije različitom osvjetljenju razlike mogu biti evidentne (npr. Schagerl i Pichler 2000). Također, valja se osvrnuti i na činjenicu da su najmanje koncentracije pigmenata zabilježene upravo u već spomenutoj zoni anoksije. Moguće je da nedostatak kisika interferira s biosintetskim putevima fotosintetskih pigmenata što se reflektira na njihovu koncentraciju. No, zanimljiv je podatak značajne negativne korelacije koncentracije pigmenata i udjela sedre. Taj element do sada nije istraživao najvjerojatnije zbog problema s eksperimentalnom izvedbom pokusa ta se u većini radova ignorira. Naime, naslage taloga sedre koje ponekad prekrivaju i više od 80% talusa (npr. Pentecost 2005) predstavljaju prepreku prolasku svjetlosti do tkiva te time vjerojatno utječu na koncentraciju pigmenata. S druge strane, poznato je da u biljaka kalcij inhibira asimilaciju magnezija i željeza koji su nužni za biosintezu fotosintetskih pigmenata (npr. Mandre i Tuulmets 1997). Ako se u budućnosti isto pokaže za Charophyta, to bi moglo objasniti uočeni rezultat. Ono što je sigurno jest da je fotosinteza ključni čimbenik koji povezuje promatrane pigmente i sedrenje u algi roda *Chara*. Naravno, priroda ovih odnosa je iznimno kompleksna i zavisna o brojnim okolišnim faktorima, stoga su potrebna daljnja istraživanja.

Makrofiti su jedan od glavnih faktora koji određuju sastav i raznolikost zajednice makrozoobentosa (npr. Cyr i Downing 1988, van den Berg i sur. 1998) i mikrozoobentosa (npr. Shiel 1976, Talbot i Ward 1987). U ovom radu se pokazalo da Charophyta podržavaju veliku raznolikost što se poklapa s dosadašnjim istraživanjima (Blindow 1987, Boots i Cowell 1993, van den Berg i sur. 1998, Jones i sur. 1999, Marklund i sur. 2001, Messyas i sur. 2006,

Hansen i sur. 2010). Chironomida su se pokazali dominantni u zajednici makrozoobentosa budući da koriste različite strategije hranjenja ovisno o staništu na kojem obitavaju (Malmqvist i sur. 1999). No, njihovu dominaciju objašnjava i činjenica da toleriraju velike promjene pH, temperature, koncentracije kisika, dubine i saliniteta (npr. Shimada i sur. 1991). Zanimljiva je i prisutnost vrste *Caenis horaria* (Linnaeus, 1758) koja je indikator blage eutrofikacije jezera (Bauernfeind i Moog 2000). Taj nalaz bi u budućnosti mogao biti zabrinjavajući budući da eutrofikacija negativno djeluje na procese sedrenja (Pentecost 2005). Svoje Ephemeroptera i Megaloptera pokazale su najveću brojnost u području gornjeg talusa vrste *Chara rudis*. Naime, njihovo pojavljivanje na vegetaciji je značajno uvjetovano intenzitetom svjetlosti što objašnjava ovaj rezultat (npr. Samways i sur. 1996). S druge strane, uočena je izražena dominacija svojti Chironomida, Mollusca, Nematoda i Hirudinea u anoksičnim uvjetima. Dosadašnja laboratorijska istraživanja (npr. Neumann i sur. 1994) su pokazala da razvoj upravo tih svojti teče neometano čak i u uvjetima izrazito niskih koncentracija kisika što je svojevrsna prednost tim svojtima u zauzimanju širih niša u takvim specifičnim uvjetima. Također, valja spomenuti trend povećanja brojnosti vrste *Pelmatohydra oligactis* s dubinom. Neki znanstvenici su mišljenja da su povećanje temperature površinskih slojeva vode ljeti, ali i nedostatak organske tvari glavni okidači migracije jedinki te vrste u dublje dijelove vodenih ekosustava (Bryden 1952). To se djelomično poklapa s rezultatima ovog istraživanja budući da je odnos brojnosti vrste *P. oligactis* i količine organske tvari pokazao statistički značajnu pozitivnu korelaciju. U odnosu na makrozoobentos, fauna mikrozoobentosa je pokazala daleko veće vrijednosti raznolikosti i brojnosti što je sukladno veličini tih organizama i broju niša koje oni mogu zauzimati. Pokazalo se da sastav zajednice mikrozoobentosa sadrži mnoge vrste koje čine tipičan epifiton. Primjerice kolnjaci *Scaridium longicaudum* (Müller, 1786) i *Lepadella patella* (Müller, 1786) su vrste koje Pennak (1966) navodi kao „u osnovi vezane za vegetaciju te rijetko u slobodnoj vodi“. Rod *Keratella* autor navodi kao svojtu koja se često nalazi i u epifitonu i u slobodnoj vodi. Među 39 svojti trepetljikaša, jedna svojta je isključivo perifitonska (*Thuricola folliculata* (Müller, 1786)) 12 svojti preferira perifitonski način života, a može se naći i u bentosu, a 13 svojti preferira bentos, a može doći i u perifitonu. 7 svojti su tipično bentoske, 4 svoje preferiraju plankton i bentos, jedna je planktonska (*Bursaridium pseudobursaria* (Faure-Fremiet, 1924)), dok svojta *Metopus* sp. preferira anaerobni mulj

(Foissner i Berger 1996). Broj svojti trepetljikaša (39) je razmjerno velik, primjerice Mieczan (2007) je na rodu *Chara* našao 23 svojte.

Charophyta se mogu klasificirati kao stanište koje nudi iznimno velik broj niša za kolonizaciju, hranjenje i skrivanje od predatora (Minshall 1984, Rooke 1986, Hansen i sur. 2010). To je zato jer staništa povećane kompleksnosti osiguravaju veću raznolikost oblika i veličina kojima se prilagođavaju najrazličitiji organizmi (npr. Lodge 1991, Newman 1991). No, Blindow (1987) te Cry i Downing (1988) su uočili da postoje velike razlike u sastavu i brojnosti faune mikro- i makrozoobentosa kod različitih makrofita. Taj rezultat, između ostalog, objašnjavaju različitom morfologijom i teksturom površine te različitim nutritivnim sastavom tkiva. To je djelomično potvrđeno i u ovom radu budući da su se uglavnom klasterirale zajednice koje su uzorkovane pri istoj dubini i s iste jedinke neovisno o dijelu talusa (Slika 11, Slika 14). Naime, *Chara globularis* u odnosu na vrstu *Chara rudis* ima drugačiju morfologiju i teksturu površine talusa što doprinosi većoj efektivnoj površini te vrste (Schubert i Blindow 2003). Također, možda postoje razlike u alelopatskim mehanizmima tih vrsta, no to je slabo istraženo (npr. Fitzgerald 1969). Vjerojatno su to neki od razloga zašto je zabilježena značajno veća brojnost faune mikrozoobentosa pri dubini od 10 metara (Slika 15). No, generalno gledajući, brojnost mikrozoobentosa je pokazala veće vrijednosti u gornjem talusu neovisno o dubini uzorkovanja. To se može objasniti činjenicom da su epifitske alge, koje su izvor hrane dijelu perifitonskih organizama, uglavnom učestalije u gornjim dijelovima makrofita gdje je veće osvjetljenje pa je i njihova fotosinteza efikasnija (Blindow 1987, Marklund i sur. 2001). Nadalje, Marklund i sur. (2001) su utvrdili da je u livadama algi *Chara* spp. brojnost organizama makrozoobentosa veća u donjim dijelovima talusa što se poklapa s povećanom koncentracijom detritusa. Organizmi makrozoobentosa preferiraju različite načine hranjenja (Koperski 1998), a njihovo obitavanje na određenom staništu uvelike ovisi o njegovoj stabilnosti i zaštićenosti od predatora (Hagerby 1990). Marklund i sur. (2001) predlažu da su vertikalne razlike u predatorstvu, količini epifitske hrane i količini sedimentirane organske tvari tri najvažnija čimbenika koja definiraju distribuciju makrozoobentosa na makrofitima. Budući da su uzorci algi uzimani u različitim dijelovima livada Charophyta, teško je procijeniti predatorski pritisak. No, najveća količina organske tvari je zabilježena pri donjem talusu na najvećoj dubini što se poklapa s povećanjem brojnosti makrozoobentosa. Ono što je sigurno jest da je brojnost organizama u ovom istraživanju pokazala statistički značajnu negativnu korelaciju s postotkom sedre. Kalcifikacija

stvara nepovoljne uvjete za život organizama (Emeis i sur. 1987), no većina organizama, posebno kukaca, koji obitavaju u takvim staništima ima specifične prilagodbe na takve uvjete (Pentecost 2005). Primjerice, ličinke roda *Haliphus* koji je zabilježen u ovom istraživanju imaju posebne kukice u blizini usnog aparata koje im omogućuju da se zakače na osedrene elemente (Pentecost 2005). Kontradiktoran navedenoj korelaciji je rezultat da je na gornjem talusu alge pri dubini od 1 metar zamijećena najveća brojnost makrozoobentosa, a osedranje je bilo najintenzivnije. Matoničkin Kepčija i sur. (2005) su zaključili da ličinke kukaca u makrozoobentosu predstavljaju značajne biomedijatore u osedranju. Stoga, treba uzeti u obzir i činjenicu da uz osedranje, prvenstveno okolišni čimbenici kao što su temperatura, nutrijenti i otopljeni kisik utječu na distribuciju organizama (npr. Rahel i Kolar 1990, Pontin i Shiel 1995, Peeters i sur. 2004). Međutim, zbog prirode ovog istraživanja, nije bilo moguće korelirati mjerene fizikalno-kemijske parametre s brojnošću organizama. Nadalje, razmatrajući promjene brojnosti faune, neizbježno je uočiti izniman pad u uzorcima donjeg talusa pri dubini od 1 metra. Tu su vladali anoksični uvjeti što se odrazilo na sastav zajednice, ali vjerojatno i na migracije organizama, posebice u slučaju makrozoobentosa. Primjerice, sama prisutnost roda *Metopus* je indikator anoksičnih uvjeta (Foissner i Berger 1996). Taj pad u brojnosti nije popraćen padom raznolikosti u zajednici mikrozoobentosa (Tablica 10), ali je zabilježen u slučaju makrozoobentosa (Tablica 8). Fauna mikrozoobentosa vjerojatno je tolerantnija na ovakve uvjete, budući da dio praživotinja možemo opisati kao mikroaerofilne svojte (Fenchel 1987), a fizički veće jedinke makrozoobentosa lakše migriraju u područje povoljnijih uvjeta i imaju šire niše (npr. Frodge i sur. 1990). Rahel i Kolar (1990) su pokazali da u uvjetima smanjene koncentracije kisika organizmi makrozoobentosa izbjegavaju donje dijelove makrofita, a Peeters i sur. (2004) da se smanjuje raznolikost zajednice.

Zanimljivo je da je u ovom istraživanju zabilježen obrnuto proporcionalan odnos raznolikosti mikro- i makrozoobentosa. Najveća raznolikost mikrozoobentosa se poklapa s najnižom raznolikošću makrozoobentosa i obrnuto. Moguće je da je u uvjetima smanjene raznolikosti makrozoobentosa smanjen spektar konzumacije vrsta mikrozoobentosa što daje prostor razvoju te zajednice. Shodno tome, u uvjetima povećane raznolikosti makrozoobentosa bi spektar konzumacije bio veći što bi se negativno odrazilo na mikrozoobentos. No, taj sustav interakcije je daleko kompleksniji zbog okolišnih čimbenika. U prilog tome ide i rezultat da su pri dubini od 5 metara gdje je zabilježena najveća

raznolikost mikrozoobentosa izmjerene najveće vrijednosti nitrita, nitrata i ortofosfata. Također, biomineralizacijska i fotosintetska aktivnost Charophyta te njihov ubrzani raspad u slučaju eutrofikacije uzrokuju vremenske i prostorne varijacije pH, temperature i kisika (npr. Vitt i Bayley 1984, Cyr i Downing 1988, Pontin i Shiel 1995) što se povezuje sa specifičnim prostornim strukturiranjem obraštajne zajednice.

## 6. ZAKLJUČAK

- Vertikalni gradijent povećanja pH vrijednosti, konduktiviteta i ukupne tvrdoće u jezeru Prošće je odraz intenzivnog taloženja kalcijevog karbonata pri manjim dubinama.
- S obzirom na negativne vrijednosti  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$ , talog kalcijevog karbonata na površini talusa alge *Chara* spp. je rezultat bioloških procesa.
- Osvjetljenje i talog sedre na talusu alge utječu na količinu fotosintetskih pigmenata te time i na fotosintetsku aktivnost roda *Chara*.
- Fotoaklimacija vrste *Chara rudis* se odražava kroz:
  - a) smanjenje omjera klorofil *a* : klorofil *b* sa smanjenjem dubine u svrhu prilagodbe veličine LHC kompleksa za što efikasnije iskorištavanje svjetlosti uz minimalne štetne učinke;
  - b) povećanje omjera klorofil *a* : karotenoidi sa smanjenjem dubine u svrhu zaštite od potencijalno štetnog zračenja.
- Makrofiti roda *Chara* su važno biološko stanište koje podržava veliku raznolikost faune mikro- i makrozoobentosa.
- *Chara globularis* ima efektivno veću površinu i drugačiju morfologiju talusa u odnosu na vrstu *Chara rudis* što utječe na brojnost zajednice mikrozoobentosa.
- U jezeru Prošće pri dubini od 1 metra uz donji dio talusa alge *Chara rudis* vlada anoksija koja utječe na brojnost i sastav faune mikro- i makrozoobentosa.
- Na vertikalnom profilu jezera Prošće, odnos brojnosti organizama mikro- i makrozoobentosa i taloga sedre na talusu alge *Chara* spp. pokazuje negativnu korelaciju, no vjerojatno su okolišni čimbenici puno važniji čimbenik u određivanju distribucije organizama.



## 7. LITERATURA

**Andrews M, Box R, McInroy S i JA Raven** (1984) Growth of *Chara hispida* II. Shade adaptation. *J. Ecol.* 72: 885-895.

**Andrews JE, Coletta P, Pentecost A, Riding R, Dennis S, Dennis PF i B Spiro** (2004) Equilibrium and disequilibrium stable isotope effects in modern charophyte calcites: implications for palaeoenvironmental studies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 204: 101-114.

**APHA** (American Public Health Association) (1998) Standard methods for the examination of water and wastewater. American Public Health Association, Washington, DC.

**Balls H, Moss B i K Irvine** (1989) The loss of submerged macrophytes with eutrophication. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broads. *Fresh. Biol.* 22: 71-87.

**Barko JW i RM Smart** (1981) Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. Monogr.* 51: 219-235.

**Bauernfeind E i O Moog** (2000) Mayflies (Insecta: Ephemeroptera) and the assessment of ecological integrity: a methodological approach. *Hydrobiologia* 422: 71-83.

**Blaženčić J** (1984) Rasprostranjenje i ekologija vrste *Nitella gracilis* (Smith) ag. (Nitellaceae) u Jugoslaviji. *Glasnik Instituta za botaniku i botaničke bašte Univerziteta u Beogradu* 18: 31-36.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1983) *Lychnothamnus* (Rupr.) V. Leonh. (Characeae) a new genus to the flora of Yugoslavia. *Acta Bot. Croat.* 42: 95-101.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1990) Algae Charophyta in water ecosystems of the National park Krka and its nearby. *Ekološke monografije 2*. Zbornik radova sa simpozija: NP Krka – stanje istraženosti i problemi zaštite ekosistema. Hrvatsko ekološko društvo, Zagreb. 289-294.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1990-91) Makrofite u Plitvičkim jezerima Prošće i Ciginovac. *Plitvički bilten* 3-4: 41-50.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1992) Makrofite Kozjaka i srednjih Plitvičkih jezera. *Plitvički bilten* 5: 7-26.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1994) Macrophytes of Kozjak lake and central lakes of Plitvice. *Arch. Biol. Sci.* 46: 123-126.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1995) Macrophytes of the lower lakes of Plitvice. *Arch. Biol. Sci.* 47: 43-48.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (1996) Florističke i ekološke karakteristike makrofita u potocima Nacionalnog parka Plitvička jezera (Republika Hrvatska). *Glasnik Instituta za botaniku i botaničke bašte Univerziteta u Beogradu* 30: 71-78.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (2002) Rare and threatened species of charophytes (Charophyta) in Southeast Europe. *Phytol. Balcan.* 8: 315-326.

**Blaženčić J i Ž Blaženčić** (2003) An overview of the existing data on living Charophytes (Charales) of the Balkan Peninsula. *Acta Micropal. Sin.* 20: 103-110.

**Blaženčić J, Blaženčić Ž, Cvijan M i B Stevanović** (1991) Recherches ecologiques sur les Charophytes recoltés dans le Parc national lacs des Plitvice. *Bull. Soc. Bot. Fran.* 138: 15-24.

**Blaženčić J, Blaženčić Ž i M Ljaljević** (1996) Jezera nacionalnih parkova prethodne Jugoslavije – Riznice diverziteta Charophyta. *Ekologija* 31: 37-48.

**Blaženčić J i V Randelović** (1994) *Chara visianii* J. Blazencic et Randjelovic sp. nov. (Characeae) from the River Krka (Croatia). *Cryptogamie: Algol.* 15: 73-79.

**Blaženčić J, Stevanović B, Blaženčić Ž i V Stevanović** (2006a) Red data list of Charophytes in the Balkans. *Biodiversity Conserv.* 15: 3445-3457.

**Blaženčić J, Stevanović B, Blaženčić Ž i V Stevanović** (2006b) Distribution and ecology of charophytes recorded in the West and Central Balkans. *Cryptogamie: Algol.* 27: 311-322.

**Blindow I** (1987) The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes-neutral substrate hypothesis tested. *Aquat. Bot.* 29: 157-168.

**Blindow I, Dietrich J, Möllmann N i H Schubert** (2003) Growth, photosynthesis and fertility of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. *Aquat. Bot.* 76: 213-234.

**Blindow I i MJM Hootsmans** (1991) Allelopathic effects from *Chara* spp. on two species of unicellular green algae. In: Hootsmans MJM i JE Vermaat (ur.): *Macrophytes: A Key to Understanding Changes Caused by Eutrophication in Shallow Freshwater Systems*, Vol. 21. IHE Report Series, Delft, 139-144.

**Boots PS i BC Cowell** (1993) Temporal patterns of abundance of epiphytic invertebrates on *Typha* shoots in a subtropical lake. *J. North. Amer. Benth. Soc.* 12: 27-39.

**Borowitzka MA** (1982) Morphological and cytological aspects of algal calcification. *Int. Rev. Cytol.* 74: 127-162.

**Bornette G, Amoros C i D Chessel** (1994) Effect of allogenic processes on successional rates in former river channels. *J. Veg. Sci.* 5: 237-246.

**Boskey AL** (1998) Biomineralization: conflicts, challenges, and opportunities. *J. Cell. Biochem.* 30-31: 83-91.

**Bryden R** (1952) Ecology of *Pelmatohydra oligactis* in Kirkpatrick's Lake, Tennessee. *Ecol. Monogr.* 22: 45-68.

**Carlstein M** (2002) Fotosyntetisk syrgasproduktion och respiration hos *Chara globularis* och *Nitella opaca* vid olika ljusförhållanden och temperatur. Diplomski rad, University of Lund, Lund. 18 str.

**Chambers PA i J Kalff** (1985) Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 701-709.

**Chau R, Bisson MA, Siegel A, Elkin G, Klim P i RM Straubinger** (1994) Distribution of Charasomes in *Chara*: Re-establishment and loss in darkness and correlation with banding and inorganic carbon uptake. *Aust. J. Plan. Physiol.* 21: 113-123.

**Chen J, Zhang DD, Wang S, Xiao T i R Huang** (2004) Factors controlling tufa deposition in natural waters at waterfall sites. *Sedim. Geol.* 166: 353-366.

**Chilcott T i HGL Coster** (1999) Electrical Impedance Tomography Study of Biological Processes in a Single Cell. *Ann. NY Acad. Sci.* 873: 269-286.

**Clark ID, Fontes JC i P Fritz** (1992) Stable isotope disequilibria in travertine from high pH waters: laboratory investigations and field observations from Oman. *Geochim. Cosmochim. Acta* 56: 2041-2050.

**Clarke KR i RN Gorley** (2006) PRIMER v6: User manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK.

**Coletta P, Pentecost A i S Baruch** (2001) Stable isotopes in charophyte incrustations: relationships with climate and water chemistry. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 173: 9-19.

**Cyr H i JA Downing** (1988) The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Fresh. Biol.* 20: 365-374.

**DéFarge C, Trichet J, Jaunet AM, Robert M, Tribble J i FJ Sansone** (1996) Texture of microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. *J. Sedim. Res.* 66: 935-947.

**Dittrich M, Kurz P i B Wehrli** (2004) The role of autotrophic picocyanobacteria in calcite precipitation in an oligotrophic lake. *Geomicrobiol. J.* 2: 45-53.

**Drysdale RN** (1999) The sedimentological significance of hydropsychid caddis-fly larvae (Orser: Trichoptera) in a travertine-depositing stream: Louie Creek, Northwest Queensland, Australia. *J. Sedim. Res.* 69: 145-150.

**Drysdale RN, Lucas S i K Carthew** (2003) The influence of diurnal temperatures on the hydrochemistry of a tufa-depositing stream. *Hydrol. Proc.* 17: 3421-3441.

**Drysdale RN, Taylor MP i C Ihlenfeld** (2002) Factors controlling the chemical evolution of travertine-depositing rivers of the Barkly karst, northern Australia. *Hydrol. Proc.* 16: 2941-2962.

**Duggan IC** (2001) The ecology of periphytic rotifers. *Hydrobiologia* 446/447: 139-148.

**Emeis KC, Richnow HH i S Kempe** (1987) Travertine formation in Plitvice National Park, Yugoslavia: chemical versus biological control. *Sedimentology* 34: 595-609.

**Engblom E** (1996) Ephemeroptera, Mayflies. U: Nilsson A (ur.): Aquatic Insects of North Europe, A Taxonomic Handbook, Vol.1. Apollo Books, Stenstrup, 13-53.

**Fenchel T** (1987) Ecology of Protozoa: The Biology of Free-living Phagotrophic Protists. Science Tech Publishers, USA.

**Figuerola FL i I Gomez** (2001) Photosynthetic acclimation to solar UV radiation of marine red algae from the warm-temperate coast of southern Spain: a review. *J. Appl. Phycol.* 13: 235-248.

**Fitzgerald GP** (1969) Some factors in the competition or antagonism among bacteria, algae, and aquatic weeds. *J. Phycol.* 5: 351-359.

**Foissner W i H Berger** (1996) A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Fresh. Biol.* 35: 375-482.

**Foissner W, Berger H, Blatterer H i F Kohmann** (1995) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems - Band IV: Gymnostomatea, *Loxodes*, Suctoria. *Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft* 1/95: 1-540.

**Foissner W, Berger H i F Kohmann** (1992) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems - Band II: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. *Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft* 5/92: 1-502.

**Foissner W, Berger H i F Kohmann** (1994) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems - Band III: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida. *Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft* 1/94: 1-548.

**Foissner W, Blatterer H, Berger H i F Kohmann** (1991) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems - Band I: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea. *Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft* 1/91: 1-478.

**Ford TD i HM Pedley** (1996) A review of tufa and travertine deposits of the world. *Earth-Sci. Rev.* 41: 117-175.

**Freier RK** (1964) Wasseranalyse. Physiko-chemische Untersuchungsverfahren wichtiger Inhaltsstoffe. Walter de Gruyter & Co., Berlin.

**Frodge JD, Thomas GL i GB Pauley** (1990) Effects of canopy formation by floating and submerged aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquat. Bot.* 38: 231-248.

**Goodwin TW** (1988) Plant pigments. Academic Press, London.

**Habdija I, Primc-Habdija B i I Belinić** (1994) Functional community organization of macroinvertebrates in lotic habitats of the Plitvice Lakes. *Acta Hydroch. Hydrobiol.* 22: 85-92.

**Hagerby A** (1990) Macrophyte associated invertebrates and the effect of habitat permanence. *Oikos* 57: 338-346.

**Hammarlund D, Aravena R, Barnekow L, Buchardt B i G Possnert** (1997) Multi-component carbon isotope evidence of early Holocene environmental change and carbon-flow pathways from a hard-water lake in northern Sweden. *J. Paleolimnol.* 18: 219-233.

**Hansen JP, Wikström SA, Axemar H i L Kautsky** (2010) Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquat. Ecol.* DOI 10.1007/s10452-010-9319-7.

**Haslam SM** (1987) River Plants of Western Europe. The Macrophytic Vegetation of Water courses of the European Economic Community. Cambridge University Press, Cambridge.

**Havaux M i F Tardy** (1999) Loss of chlorophyll with limited reduction of photosynthesis as an adaptive response of Syrian barley landraces to high light and heat stress. *Aust. J. Plan. Physiol.* 26: 569-578.

**Hay ME, Kappel QE i W Fenical** (1994) Synergisms in plant defenses against herbivores: Interactions of chemistry, calcification, and plant quality. *Ecology* 75: 1714-1726.

**Hölzel H** (2002) Insecta: Megaloptera, Neuroptera, Lepidoptera. U: Fisher G (ur.): Süßwasserfauna von Mitteleuropa. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 3-26.

**Horvatinčić N, Krajcar Bronić I i B Obelić** (2003) Differences in the  $^{14}\text{C}$  age,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  of Holocene tufa and speleothem in the Dinaric Karst. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 193: 139-157.

**James MR, Hawes I i M Weatherhead** (2000) Removal of settled sediments and periphyton from macrophytes by grazing invertebrates in the littoral zone of a large oligotrophic lake. *Fresh. Biol.* 44: 311-326.

**Jeppesen E, Søndergaard M, Kanstrup E, Petersen B, Henriksen RB, Mortensen E, Jensen PJ i A Have** (1994) Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia* 275/276: 15-30.

**Jones JI, Moss B, Eaton JW i OY Johnstone** (2000) Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? *Fresh. Biol.* 43: 591-604.

**Jones JI, Young JO, Haynes GM, Moss B, Eaton JW i KJ Hardwick** (1999) Do submerged aquatic plants influence their periphyton to enhance the growth and reproduction of invertebrate mutualists? *Oecologia* 120: 463-474.

**Jürgens K i E Jeppesen** (1998) Cascading effects on microbial food web structure in a dense macrophyte bed. U: Jeppesen E, Søndergaard M i K Christoffersen (ur.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, 262-273.

**Kaenel B, Kaenel R, Buehrer H i U Uehlinger** (2000) Effects of aquatic plant management on stream metabolism and oxygen balance in streams. *Fresh. Biol.* 45: 85-95.

**Kagawa T i M Wada** (2002) Blue light-induced chloroplast relocation. *Plant Cell Physiol.* 43: 367-371.

**Kahl A** (1930-35) Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). U: Dahl F (ur.): Die Tierwelt Deutschlands, G. Fisher, Jena, 1-886.

**Kempe S i K Emeis** (1985) Carbonate chemistry and the formation of Plitvice Lakes. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Palaeontologischen Institut der Universität Hamburg* 58: 351-383.

**Kleiven S i W Szczepańska** (1988) The effects of extracts from *Chara tomentosa* and two other aquatic macrophytes on seed germination. *Aquat. Bot.* 32: 193-198.

**Koperski P** (1998) What do predatory, littoral insects eat? *Wiadomosci Ekologiczne* 2: 95-130.

**Koschel R, Benndorf J, Proft G i F Recknagel** (1983) Calcite precipitation as a natural control mechanism of eutrophication. *Arch. Hydrobiol.* 98: 380-408.

**Krause W** (1981) Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. *Limnologica* 13: 399-418.

**Krauskopf KB** (1979) Introduction to Geochemistry. McGraw Hill Book Co., 1-615.

**Krebs CJ** (1989) Ecological methodology Second Edition, Addison-Wesley Educational Publishers, Menlo Park, California.

- Kučinić M, Previšić A, Gottstein S, Hrašovec B, Stanić-Koštroman S, Pernek M i A Delić** (2008) Description of the larvae *Drusus radovanovici septentrionis* Marinković-Gospodnetić, 1976 and *Drusus croaticus* Marinković-Gospodnetić, 1971 (Trichoptera: Limnephilidae) from Bosnia and Herzegovina, and Croatia. *Zootaxa* 1783: 1-17.
- Kufel L i I Kufel** (2002) *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes - a review. *Aquat. Bot.* 72: 249-260.
- Kufel L i T Ozimek** (1994) Can *Chara* control phosphorus cycling in Lake Łuknajno (Poland)? *Hydrobiologia* 275/276: 277-283.
- Küster A, Schaible R i H Schubert** (2000) Light acclimation of the charophyte *Lamprothamnium papulosum*. *Aquat. Bot.* 68: 205-216.
- Lauridsen TL, Jeppesen E, Søndergaard M i DM Lodge** (1998) Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. U: Jeppesen E, Søndergaard M i K Christoffersen (ur.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, 233-239.
- Lebron I i DL Suarez** (1996) Calcite nucleation and precipitation kinetics as affected by dissolved organic matter at 25°C and pH > 7.5. *Geoc.Cosmoch. Acta* 60: 2765-2776.
- Lechowski Z i J Bialczyk** (1992) Chloroplast movement in *Mougeotia* induced by long and short-term dichromatic irradiation. *Plant Physiol.Bioch.* 30: 371-378.
- Lee D i SJ Carpenter** (2001) Isotopic disequilibrium in marine calcareous algae. *Chem. Geol.* 172: 307-329.
- Leggitt VL i RA Cushman** (2001) Complex caddisfly-dominated bioherms from the Eocene Green River Formation. *Sedim. Geol.* 145: 377-396.
- Lichtenthaler HK** (1987) Chlorophyll and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth. Enzymol.* 148: 350-382.
- Lijkiema L** (1994) Nutrient dynamics in shallow lakes: effects of changes in loading and role of sedimentwater interactions. *Hydrobiologia* 275/276: 335-348.
- Liu Z, Li Q, Sun H, Lia C, Li H, Wang J i K Wu** (2006) Diurnal variations of hydrochemistry in a travertine depositing stream at Baishuitai, Yunnan, SW China. *Aquat. Geoch.* 12: 103-121.
- Lodge DM** (1991) Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquat. Bot.* 41: 195-224.
- Lowenstam HA** (1981) Minerals formed by organisms. *Science* 211: 1126-1131.
- Lowenstam HA i S Weiner** (1989) On Biomineralization. Oxford University Press, New York.
- Lucas WJ i R Nuccitelli** (1980)  $\text{HCO}_3^-$  and  $\text{OH}^-$  transport across the plasmalemma of *Chara*. *Planta* 150: 120-131.
- Malmqvist B, Zhang Y i PH Adler** (1999) Diversity, distribution and larval habitats of North Swedish blackflies (Diptera: Simuliidae). *Fresh. Biol.* 42: 301-314.

**Mandre M i L Tuulmets** (1997) Pigment changes in Norway spruce induced by dust pollution. *Wat. Air Soil Poll.* 94: 247-258.

**Marklund O, Blindow I i A Hargery** (2001) Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation. *Fresh. Biol.* 46: 913-924.

**Matoničkin Kepčija R, Habdija I, Primc-Habdija B i M Miliša** (2005) The role of simuliid and trichopterans silk structures in tufa formation during the Holocene of the Plitvice Lakes (Croatia). U: Özkul M, Yağiz S i B Jones (ur.): Proceedings of 1st International Symposium on Travertine, Kozan Ofset Matbaacilik San. ve Tic. Ltd. Şti, Ankara: 96-101.

**McConnaughey TA** (1989a)  $^{13}\text{C}$  and  $^{18}\text{O}$  isotopic disequilibria in biological carbonates. I. Patterns. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 151-162.

**McConnaughey TA** (1989b)  $^{13}\text{C}$  and  $^{18}\text{O}$  isotopic disequilibria in biological carbonates. II. In vitro simulation of kinetic isotope effects. *Geochim. Cosmochim. Acta* 53: 163-171.

**McConnaughey TA** (1991) Calcification in *Chara corallina*:  $\text{CO}_2$  hydroxylation generates protons for bicarbonate assimilation. *Limnol. Oceanogr.* 36: 619-628.

**McConnaughey TA** (1998) Acid secretion, calcification, and photosynthetic carbon concentrating mechanisms. *Can. J. Bot.* 76: 1119-1126.

**McConnaughey TA i RH Falk** (1991) Calcium-proton exchange during algal calcification. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass)* 180: 185-195.

**McConnaughey TA i JF Whelan** (1997) Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Sci. Rev.* 42: 95-117.

**Messyas B i N Kuczynska-Kippen** (2006) Periphytic algal communities: A comparison of *Typha angustifolia* L. and *Chara tomentosa* L. beds in three shallow lakes (West Poland). *Pol. J. Ecol.* 54: 15-27.

**McCrea JM** (1950) On the isotopic chemistry of carbonates and a paleotemperature scale. *J. Chem. Phys.* 18: 849-857.

**Meinander M** (1996) Megaloptera, Alder Flies. U: Nilsson A (ur.): Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook, Vol 1. Apollo Books, Stenstrup, 105-110.

**Mieczan T** (2007) Size spectra and abundance of planktonic ciliates within various habitats in a macrophyte dominated lake (Eastern Poland). *Biologia* 62: 189–194.

**Miliša M, Habdija I, Primc-Habdija B, Radanović I i R Matoničkin Kepčija** (2006) The role of flow velocity in the vertical distribution of particulate organic matter on moss-covered travertine barriers of the Plitvice Lakes (Croatia). *Hydrobiologia* 553: 231-243.

**Minshall GW** (1984) Aquatic insect-substratum relationships. U: Resh VH i DM Rosenberg (ur.): The Ecology of Aquatic Insects. Praeger Publishers, New York, 358-400.

**Moore JA** (1986) Charophytes of Great Britain and Ireland. Botanical Society of the British Isles, London.

**Murray JW** (1991) Ecology and paleoecology of benthic foraminifera. Longman Sci. And Tech., Essex, John Wiley and Sons, New York, 1-397.

**Neumann D, Volpers M, Raschke I, Grauel U i F Cichos** (1994) What is known on natural limiting factors for macrozoobenthos species in freshwaters? Lewis publishers, Boca Ration (USA), 525-531.

**Newman RM** (1991) Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J. North Amer. Benth. Soc.* 10: 89-114.

**Nilsson AN, Hansen M, Klausnitzer B i E Palm** (1996) Coleoptera. U: Nilsson A (ur.): Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook, Vol.1. Apollo Books, Stenstrup, 115-222.

**Nõges P, Tuvikene L, Feldmann T, Tõnno I, Künnap H, Luup H, Salujõe J i T Nõges** (2003) The role of charophytes in increasing water transparency: a case study of two shallow lakes in Estonia. *Hydrobiologia* 506-509: 567-573.

**Norling U i G Sahlén** (1997) Odonata, Dragonflies. U: Nilsson A (ur.): Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook, Vol.1. Apollo Books, Stenstrup, 13-65.

**Obelić B, Horvatinčić N, Barešić J, Briansó JL, Babinka S i A Suckow** (2005) Anthropogenic pollution in karst lake sediments (Croatia). U: Özkul M, Yagiz S i B Jones (ur.): Proceedings of 1<sup>st</sup> International Travertine Symposium and Technologies Exhibition. Pamukkale University, 21-25 September 2005. Denizli, Turska: 188-196.

**Ondok JP** (1978) Radiation climate in fish pond littoral plant communities. *Ecol. Studies* 28: 113-125.

**Ozimek T, Gulati RD i E van Donk** (1990) Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The lake Zwemlust example. *Hydrobiologia* 200/201: 399-407.

**Paquette J, Vali H i A Mucci** (1995) Morphology of calcite overgrowths precipitated from strong electrolyte solutions: a TEM study of growth mechanisms. *Abstracts of Papers*, 209th Nat. Mtg. of the ACS.

**Pedley M** (2000) Ambient Temperature Freshwater Microbial Tufas. U: Riding RE i SM Awramik (ur.): Microbial Sediments. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 179-186.

**Peeters ETHM, Gylstra R i JH Vos** (2004) Benthic macroinvertebrate community structure in relation to food and environmental variables. *Hydrobiologia* 519: 103-115.

**Pełechaty M, Apolinarska A, Pukacz A, Krupska J, Siepak M, Boszke P i M Sinkowski** (2010) Stable isotope composition of *Chara rudis* incrustation in Lake Jasne, Poland. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-010-0426-1.

**Pennak RW** (1966) Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 85: 329-349.

**Pentecost A** (1984) The growth of *Chara globularis* and its relationship to calcium carbonate deposition in Malham Tarn. *Field Studies* 6: 53-58.

**Pentecost A** (2005) Travertine. Berlin, Heidelberg. Springer-Verlag, New York.



**Pentecost A, Andrews JE, Dennis PF, Marca-Bell A i S Dennis** (2006) Charophyte growth in small temperate water bodies: Extreme isotopic disequilibrium and implications for the palaeoecology of shallow marl lakes. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 240: 389-404.

**Persson L i P Eklov** (1995) Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology* 76: 70-81.

**Pontin RM i RJ Shiel** (1995) Periphytic rotifer communities of an Australian seasonal foodplain pool. *Hydrobiologia* 313/314: 63-67.

**Previšić A, Kerovec M i M Kučinić** (2007) Emergence and composition of Trichoptera from karst habitats, Plitvice Lakes region, Croatia. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 92: 61-83.

**Rahel FJ i CS Kolar** (1990) Trade-offs in the response of mayflies to low oxygen and fish predation. *Oecologia* 84: 39-44.

**Raven JA i AM Johnston** (1991) Mechanisms of inorganic carbon acquisition in marine phytoplankton and their implications for the use of other resources. *Limnol. Oceanogr.* 36: 1701-1714.

**Reddy MM i AR Hoch** (2001) Calcite crystal growth rate inhibition by polycarboxylic acids. *J. Colloid Interface Sci.* 235: 365-370.

**Richardson SM i HY Jr. McSween** (1989) Geochemistry: Pathways and Processes. Prentice Hall, Inc., 1-488.

**Riding R** (1991) Classification of microbial carbonates. U: Riding R (ur.): Calcareous Algae and Stromatolites. Springer-Verlag, Berlin: 21-51.

**Riding R** (2000) Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology* 47: 179-214.

**Riđanović J** (1994) Geografski smještaj (položaj) i hidrogeografske značajke Plitvičkih jezera. U: Plitvička jezera. Nacionalno dobro Hrvatske. Svjetska baština, Uprava Nacionalnog parka Plitvička jezera, Zagreb, 29-42.

**Riđanović J i S Božićević** (1996) Geographic-physical conditions of runoff and hydrogeological characteristics of the Plitvice Lakes. *Acta Geograph. Croat.* 31: 7-26.

**Rooke JB** (1986) Macroinvertebrates associated with macrophytes and plastic imitations in the Erasoma River, Ontario, Canada. *Arch. Hydrobiol.* 106: 307-325.

**Sagert S i H Schubert** (2000) Acclimation of *Palmaria palmata* (Rhodophyta) to irradiance: comparison between artificial and natural light fields. *J. Phycol.* 36: 1119-1128.

**Samways MJ, Osborn R i I van Heerden** (1996) Distribution of benthic macroinvertebrates at different depths in a shallow reservoir in the KwaZulu-Natal Midlands. *Koedoe* 39: 69-76.

**Savin SM i HW Yeh** (1981) Stable isotopes in ocean sediments: U: Emiliani C (ur.): The oceanic Lithosphere. The Sea. 7, 1221-1554.

**Schagerl M i C Pichler** (2000) Pigment composition of freshwater *Charophyceae*. *Aquat. Bot.* 67: 117-129.

**Scheffer M** (2001) Ecology of Shallow Lakes - Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Bosto, London, 357 str.

**Scheffer M, Redelijkheid de MR i F Noppert** (1992) Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquat. Bot.* 42: 199-216.

**Schneider S, Ziegler C i A Melzer** (2006) Growth towards light as an adaptation to high light conditions in *Chara* branches. *New Phytol.* 172: 83-91.

**Schubert H i I Blindow** (2003) Charophytes of the Baltic sea. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, Ruggell.

**Shiel RJ** (1976) Associations of Entomostraca with weedbed habitats in a Billabong of Goulburn River, Victoria. *Aus. J. Mar. Fresh. Res.* 27: 533-549.

**Shimada K, Ohyama Y i CX Pan** (1991) Cold-hardiness of the Antarctic winged midge *Parochlus steinenii* during the active season at King George Island. *Polar Biol.* 11: 311-314.

**Smith FA i NA Walker** (1980) Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> and to carbon isotope discrimination. *New Phytol.* 86: 245-259.

**Srdoč D, Horvatinčić N, Obelić B, Krajcar I i A Sliepčević** (1985) Calcite deposition processes in karst waters with special emphasis on the Plitvice Lakes, Yugoslavia (in Croatian). *Carsus Yugoslaviae* 11: 101-204.

**Staal M, Elzenga JTM i HBA Prim** (1989) <sup>14</sup>C fixation by leaves and leaf cell protoplasts of the submerged aquatic angiosperm *Potamogeton lucens*: carbon dioxide or bicarbonate? *Plant Physiol.* 90: 1035-1040.

**Statsoft Inc.** (2010) Statistica (data analysis software system), version 9. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

**Streble H i D Krauter** (1973) Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Kosmos Gessellschaft der Naturfreunde Franckhsche Verlagshandlung, Stuttgart.

**Sviben S, Matoničkin Kepčija R, Krulik I, Kučinić M i V Mičetić Stanković** (u pripremi) Macrozoobenthos affected by environmental features along the karstic barrage-lake system: The case study of the Plitvice Lakes.

**Šeljuga N i V Hršak** (1994) Some floristic and ecological characteristics of association Bromo-Plantaginetum mediae Ht. (31) 49 on permanent plot No. 82 (National Park Plitvice Lakes - Croatia). *Plant Ecol.* 110: 103-114.

**Špoljar M, Primc-Habdiija B i I Habdiija** (1994) Transport of seston in the karstic hydrosystem of the Plitvice Lakes (Croatia). *Hydrobiologia* 579: 199-209.

**Talbot JM i JC Ward** (1987) Macroinvertebrates associated with aquatic macrophytes in Lake Alexandrina, New Zealand. *NZ J. Mar. Fresh. Res.* 21: 199-213.

**Tappan H** (1980) The Paleobiology of Plant Protists. W. H. Freeman, San Francisco.

**Turner EC i B Jones** (2005) Microscopic calcite dendrites in cold-water tufa: implications for nucleation of micrite and cement. *Sedimentology* 52: 1043-1066.

- van den Berg MS, Scheffer M i H Coops** (1998) The role of Characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *J. Phycol.* 34: 750-756.
- van den Berg MS, Scheffer M, Van Nes E i H Coops** (1999) Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus*. *Hydrobiologia* 408/409: 335-342.
- van Donk E, Gulati RD, Iedema A i J Meulemans** (1993) Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia* 251: 19-26.
- van Donk E i WJ van de Bund** (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat. Bot.* 72: 261-274.
- Vieira J i O Necchi** (2002) Microhabitat and plant structure of Characeae (Chlorophyta) populations in streams from Sao Paulo State, southeastern Brazil. *Cryptogamie: Algol.* 23: 51-63.
- Vitt DH i S Bayley** (1984) The vegetation and water chemistry of four oligotrophic basin mires in northwestern Ontario. *Can. J. Bot.* 62: 1485-1500.
- Von Grafenstein U, Eicher U, Erlenkeuser H, Ruch P, Schwander J i B Ammann** (2000) Isotope signature of the Younger Dryas and two minor oscillations at Gerzensee (Switzerland): palaeoclimatic and palaeolimnologic interpretation based on bulk and biogenic carbonates. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 159: 215-229.
- Walker NA i FA Smith** (1977) Circulating electric currents between acid and alkaline zones associated with  $\text{HCO}_3^-$  assimilation in *Chara*. *J. Exp. Bot.* 28: 1190-1206.
- Waringer J i W Graf** (1997) Atlas der Österreichischen Köcherfliegenlarven (unter Einschluss der angrenzenden gabiete). Facultas Universitätsverlag, Wien.
- Wetzel RG** (1975) Limnology. W.B. Saunders Co., Philadelphia, 743 str.
- Wetzel RG** (2001) Limnology: Lake and River Ecosystem. Part 19: Land-water interface: attached microorganisms, littoral algae and zooplankton. Academic Press, San Diego, 1006 str.
- Wilhelm C** (1999) Photosynthese der Algen. U: Haeder DP (ur.): Photosynthese. Stuttgart, Germany/New York, NY, USA: Georg Thieme, 230-243.
- Winsborough BM** (2000) Diatoms and benthic microbial carbonates. U: Riding RE i SM Awramik (ur.): Microbial sediments. Springer-Verlag, Berlin, 76-83.
- Wium-Andersen S, Christophersen C i G Houen** (1982) Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos* 39: 187-190.
- Zeppenfeld K** (2003) Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss einiger Zwei- und Dreiwertiger Metallkationen auf die Bildung und das Wachstum von  $\text{CaCO}_3$ . *Chemie der Erde* 63: 264-280.
- Zhang DD, Zhang Y, Zhu A i X Cheng** (2001) Physical mechanisms of river waterfall tufa (travertine) formation. *J. Sedim. Res.* 71: 205-216.